Postverlagsort Berlin

PLANTA

ARCHIV FÜR WISSENSCHAFTLICHE BOTANIK

BEGRÜNDET VON **W. RUHLAND** UND **H. WINKLER**

UNTER MITWIRKUNG VON
J. BONNER-PASADENA, **A. ERNST**-ZÜRICH
H. v. GUTTENBERG-ROSTOCK, **R. HARDER**-GÖTTINGEN, **O. RENNER**-MÜNCHEN
W. RUHLAND †-UNTERDEUFSTETTEN, **W. SCHUMACHER**-BONN

HERAUSGEGEBEN VON
L. BRAUNER MÜNCHEN
E. BÜNNING TÜBINGEN

54. BAND, 6. (SCHLUSS-)HEFT
MIT 82 TEXTABBILDUNGEN
(ABGESCHLOSSEN AM 11. APRIL 1960)

SPRINGER-VERLAG
BERLIN · GÖTTINGEN · HEIDELBERG
1960

Planta (Berl.)

Preis DM 28.80

Planta. Archiv für wissenschaftliche Botanik

Begründet 1925. Band 1—34 (1945) herausgegeben von *W. Ruhland* und *H. Winkler*. (Band 1—21, 1934, als „Zeitschrift für wissenschaftliche Biologie", Abteilung E.) Band 35—47. Herausgegeben von *W. Ruhland* und *O. Renner*. Band 48—51. Herausgegeben von *W. Ruhland, L. Brauner* und *E. Bünning*

Die Zeitschrift „Planta", Archiv für wissenschaftliche Botanik, steht in deutscher Sprache oder einer der Kongreßsprachen, sofern sie die Muttersprache des Autors ist, abgefaßten Originalarbeiten aus dem Gesamtgebiet der Botanik, abgesehen von solchen rein systematischen oder floristischen Inhalts, offen.

Die eingereichten Arbeiten sollen 2 Druckbogen (à 16 Druckseiten) in der Regel nicht überschreiten.

Arbeiten, welche einen Vermerk des Verfassers „Kurze Mitteilung" tragen, werden sobald wie möglich außerhalb der Reihenfolge des Eingangs abgedruckt. Ihr Umfang darf 4 Druckseiten nicht überschreiten; die Beigabe von Abbildungen ist nur in Ausnahmefällen angängig.

Die Zeitschrift erscheint zur Ermöglichung raschester Veröffentlichung zwanglos in einzeln berechneten Heften, die zu Bänden vereinigt werden.

Der Autor erhält einen Unkostenersatz von DM 20.— für den 16seitigen Druckbogen, jedoch im Höchstfalle DM 40. — für eine Arbeit. Für „Kurze Mitteilungen" wird ein Unkostenersatz nicht erstattet.

Grundsätzlich dürfen nur Arbeiten eingereicht werden, die vorher weder im Inland noch im Ausland veröffentlicht worden sind. Der Autor verpflichtet sich, sie auch nachträglich nicht an anderer Stelle zu publizieren. Mit der Annahme des Manuskriptes und seiner Veröffentlichung durch den Verlag geht das Verlagsrecht für alle Sprachen und Länder einschließlich des Rechts der fotomechanischen Wiedergabe oder einer sonstigen Vervielfältigung an den Verlag über. Jedoch wird gewerblichen Unternehmen für den innerbetrieblichen Gebrauch nach Maßgabe des zwischen dem Börsenverein des Deutschen Buchhandels e.V. und dem Bundesverband der Deutschen Industrie abgeschlossenen Rahmenabkommens die Anfertigung einer fotomechanischen Vervielfältigung gestattet. Wenn für diese Zeitschrift kein Pauschalabkommen mit dem Verlag vereinbart worden ist, ist eine Wertmarke im Betrage von DM 0.30 pro Seite zu verwenden. *Der Verlag läßt diese Beträge den Autorenverbänden zufließen.*

Die Mitarbeiter erhalten von ihrer Arbeit bis auf weiteres zusammen 75 Sonderdrucke unentgeltlich.

Aufnahmebedingungen siehe 3. Umschlagseite.

Alle Manuskripte und Anfragen sind zu richten an

Professor Dr. Leo Brauner, München 19, Menzingerstr. 67, Botanisches Institut der Universität, oder an

Professor Dr. Erwin Bünning, Tübingen, Botanisches Institut der Universität, Wilhelmstraße 5.

Springer-Verlag

Berlin-Wilmersdorf, Heidelberger Platz 3, Fernsprecher 830301
und
Heidelberg, Neuenheimer Landstr. 28—30, Fernsprecher 27901

54. Band **Inhaltsverzeichnis** 6. (Schluß-)Heft

Seite

Lieth, H., Über den Lichtkompensationspunkt der Landpflanzen. II. Mitteilung. Mit 9 Textabbildungen 555

Pütterich, E., Keimversuche mit Samen von diploiden und tetraploiden *Oenotheren*, zum Teil mit verschiedener plasmatischer Konstitution. Mit 27 Textabbildungen 577

Mehner, H. †, bearbeitet von Franke, W., Über die Wirkung einer Begasung mit verschiedenen Gasgemischen während der Keimung auf die Vitamin-C-Bildung in Getreide-Keimlingen 604

Kollmann, R., Untersuchungen über das Protoplasma der Siebröhren von *Passiflora coerulea*. I. Mitteilung. Lichtoptische Untersuchungen. Mit 28 Textabbildungen 611

Schnepf, E., Zur Feinstruktur der Drüsen von *Drosophyllum lusitanicum*. Mit 18 Textabbildungen 641

Autorenverzeichnis 675

Die Wiedergabe von Gebrauchsnamen, Handelsnamen, Warenbezeichnungen usw. in dieser Zeitschrift berechtigt auch ohne besondere Kennzeichnung nicht zu der Annahme, daß solche Namen im Sinne der Warenzeichen- und Markenschutz-Gesetzgebung als frei zu betrachten wären und daher von jedermann benutzt werden dürften.

Planta 54, 555—576 (1960)

Aus dem Botanischen Institut der Landwirtschaftlichen Hochschule
Stuttgart-Hohenheim

ÜBER DEN LICHTKOMPENSATIONSPUNKT DER LANDPFLANZEN

II. Mitteilung

Von

HELMUT LIETH

Mit 9 Textabbildungen

(Eingegangen am 12. Dezember 1959)

3. Versuche über den Einfluß des Lichtgenusses und der Atmung auf den Lichtkompensationspunkt

Wie wir bereits mehrfach erwähnten, sind Atmung und Assimilation die beiden Hauptfaktoren, die die Lage des Kompensationspunktes beeinflussen. BOYSEN-JENSEN und MÜLLER 1929 haben sich mit dem Einfluß der Atmung (Dunkelatmungsrate) auf den Kompensationspunkt mehrerer Laubholzarten befaßt und kamen dabei zu dem Ergebnis, daß Änderungen in der Lage der Lichtkompensation immer mit gleichsinnigen Atmungsänderungen korrespondieren. WALTER 1951 schließt sich dieser Meinung an. Das bedeutet, daß die von BOYSEN-JENSEN 1918, STÅLFELT 1921, HARDER 1923 und VOGT 1959 gefundenen großen Unterschiede in der Lage der Kompensationspunkte bei Sonnen- und Schattenblättern der gleichen Art vorwiegend auf einer Angleichung des Atmungsapparates an die im Blatt unter den jeweiligen Bedingungen produzierten Assimilate beruhen müssen. Der Assimilationsapparat muß dann eine sehr konstante Kapazität besitzen. Wir hatten dieses Problem schon kurz bei der Beschreibung der Vorversuche berührt und darauf hingewiesen, daß einige Autoren kurzfristige Chlorophyllschwankungen finden, die ja den Assimilationsapparat beeinflussen müssen, andere dagegen u. U. am gleichen Material konstante Chlorophyllmengen bestimmen. Außer den bereits zitierten Arbeiten, die für (BUKATSCH 1939) und gegen (BAUER 1958) Chlorophyllschwankungen eintreten, sind noch die Arbeiten von SEYBOLD und EGLE 1937, 1938 und von EGLE 1937 zu nennen, die von einem feststehenden Chlorophyllspiegel in den Blättern berichten; dagegen nehmen WENDEL 1940 und STEUER 1945 kurzfristige Blattgrünschwankungen als gesichert an. Aber über die umstrittenen kurzfristigen Änderungen hinaus bleiben die unwidersprochenen Ergebnisse der von MONTFORT und ZÖLLNER 1942 und MONTFORT, FELGNER und MÜLLER 1953 beschriebenen langfristig verlaufenden Änderungen im Chlorophyllgehalt der Blätter bestehen.

Aus dem Studium der Literatur ergibt sich also folgendes Bild: Der Lichtgenuß der Pflanzen hat einen sehr großen Einfluß auf die Lage des Kompensationspunktes. Die bei einer Art oder dem gleichen Individuum auftretenden Unterschiede lassen sich auf verschiedene Atmungsintensitäten zurückführen. Der Assimilationsapparat muß überall gleich leistungsfähig sein, seine Rolle ist aber noch nicht im einzelnen überall klar. Die als sicher erscheinenden Ergebnisse aus der Literatur beschränken sich auf die Bearbeitung von etwa 20 verschiedenen Pflanzenarten. Für uns ergab sich daher die Notwendigkeit, die Allgemeingültigkeit der an wenigen Arten gefundenen Gesetzmäßigkeit zu überprüfen und die noch bestehenden Unklarheiten weiter zu untersuchen. Vor allem die erwähnte Prüfung auf Allgemeingültigkeit erforderte einen Großversuch mit mehreren 100 Pflanzenarten verschiedener morphologischer, physiologischer und ökologischer Eigenschaften, um ein repräsentatives Bild als Unterlage für eine Verallgemeinerung zu erhalten.

Die Versuche. Für die Bearbeitung der hier angeschnittenen Probleme benötigten wir ein Versuchsmaterial, das hinsichtlich seiner Vorbehandlung möglichst einheitlich sein sollte. Wir haben in unserer Umgebung keinen natürlichen Standort, bei dem eine für diesen Zweck hinreichend große Artenzahl zur Verfügung steht. Wir haben daher die Versuche mit den Pflanzen durchgeführt, die uns im Gewächshaus des Botanischen Institutes zur Verfügung standen. In der Warmhaus- und Kalthausabteilung zusammen fanden wir etwa 400 verschiedene Arten, die genügend Blattmaterial besaßen, damit wir eine Kompensationsbestimmung auf 8 Lichtstufen und eine Atmungsbestimmung in dreifacher Wiederholung durchführen konnten. Die Pflanzen in jeder Abteilung wurden vor Versuchsbeginn 2 Monate lang besonders sorgfältig beobachtet und vor allem größere Temperaturschwankungen in den Häusern vermieden. Je nach ihrem Stand im Gewächshaus hatten die Pflanzen jedoch einen verschieden hohen Lichtgenuß. Da wir gerade diesen Faktor besonders untersuchen wollten, war es sehr günstig, daß man im Gewächshaus die Pflanzen der verschiedensten Lichtgenußstufen leicht erreichen konnte.

Für jede Pflanze wurde der Lichtgenuß mit Hilfe von 2 Luxmetern an der Stelle bestimmt, von der die Blätter zum Versuch entnommen wurden. Die Pflanzenteile packten wir nach dem Abschneiden von der Pflanze zwischen feuchtes Papier und bearbeiteten sie dann so weiter, wie wir es im methodischen Teil beschrieben haben. Für einen besonderen Versuch, nämlich die Prüfung der Kompensationspunkte innerhalb einer Gattung, stellte uns Herr Prof. IRMSCHER freundlicherweise sein Begoniensortiment zur Verfügung, das in einem eigenen Glashaus des Bot. Gartens untergebracht ist. (Herrn Prof. IRMSCHER möchten wir an dieser Stelle dafür, sowie für die Hilfe bei der Nachbestimmung einiger Pflanzen besonders danken.)

Alle Kompensationspunktsmessungen haben wir zwischen dem 1. November und dem 15. Dezember 1957, alle Atmungsbestimmungen zwischen dem 10. Dezember 1957

und dem 10. Januar 1958 durchgeführt. Auf eine Widergabe der Versuchsdaten im einzelnen können wir verzichten, da Herr Dr. PAVLETIĆ, der bei der Durchführung der Versuche geholfen hat, das Versuchsmaterial mit einer anderen Fragestellung ausgewertet hat und dabei den größten Teil der Versuchsdaten veröffentlichte (PAVLETIĆ 1959).

Die Versuchsergebnisse. *a) Lichtgenuß und Kompensationspunkt.* Die Ergebnisse aus diesem Versuch sind in Abb. 1 in Form von Treppenpolygonen dargestellt. Wie auf S. 538 des methodischen Teiles erwähnt, haben wir für die statistische Bearbeitung die Pflanzen je nach Lage der Kompensationspunkte in Gruppen eingeteilt. In Gruppe 1 liegen diese über 3200 lx der Quecksilberhöchstdrucklampe, in Gruppe 8 unter 50 lx. In der Abb. 1 sind diese beiden Gruppen einander und der Gesamtverteilung aller geprüften Arten gegenübergestellt (linke Reihe). Auf der Abszisse jeder Gruppe ist der Lichtgenuß in 5%-Stufen abgetragen. Bei dieser Art der Klassifizierung ist der Versuch einer statistischen Bearbeitung im χ^2-Test zugänglich. Bei Verwendung von 10 Freiheitsgraden für den Lichtgenuß sind die Gruppen 1, 4 und 8 gegeneinander und gegenüber der Gesamtverteilung gesichert verschieden.

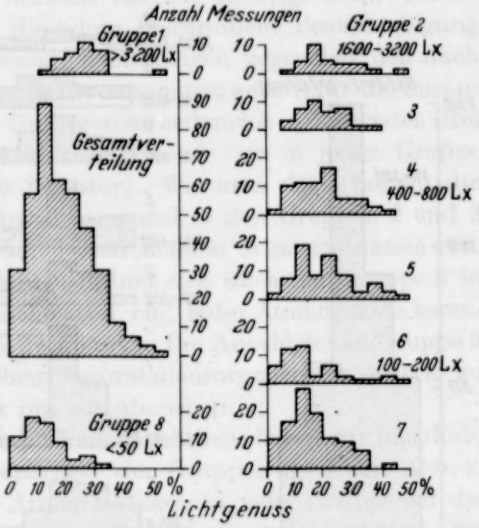

Abb. 1. Lichtkompensationspunkt und Lichtgenuß. Weitere Erläuterungen im Text

Die gleiche Korrelation fanden wir auch, wenn wir die 50 Begonien alleine betrachteten. Ebenso fand VOGT 1959 bei seinen Versuchen, daß Sonnenpflanzen mit hohen Lichtgenuß ihren Kompensationspunkt zwischen 900 und 2200 lx hatten, während die Schattenpflanzen im ausgewachsenen Zustand alle unter 400 lx kamen.

Die Feststellung, daß ein hoher Lichtgenuß mit einem hohen Lichtbedarf für die Kompensation der Atmungskohlensäure verbunden ist, läßt sich also verallgemeinern. Mit dieser Feststellung ist aber noch nichts darüber ausgesagt, ob der Lichtgenuß in jedem Falle die Lage des Kompensationspunktes verursacht hat oder ob die Pflanzen unter den gefundenen Lichtverhältnissen wachsen, weil sie ihren Gaswechsel nur unter solchen Bedingungen im Gleichgewicht halten können. Die meisten Versuche der älteren Autoren sprechen wohl für die erste

Deutung, wir möchten aber zu dieser Frage erst am Schlusse des nächsten Kapitels Stellung nehmen, wenn wir die ökologischen Versuche beschrieben haben.

b) Atmung und Kompensationspunkt. Parallel haben wir bei einer Temperatur von $18^0 \pm 1^0$ C die Atmung bestimmt. In Abb. 2 haben wir die Atmungswerte in der gleichen Weise den Kompensationspunkten gegenübergestellt, wie wir das in Abb. 1 schon für den Lichtgenuß getan haben. Die Gruppen 1 bis 8 entsprechen denen der Abb. 1, Gruppe 8 unter 50 lx, Gruppe 1 über 3200, die dazwischen liegenden in geometrischer Abstufung (7 = 50—100 lx, 6 = 100—200 lx usw.). Um den Erfordernissen für eine statistische Bearbeitung am besten gerecht zu werden, haben wir die Skala der möglichen Atmungswerte in 5 Klassen zerlegt, und zwar wieder geometrisch abgestuft: unter 0,25, 0,25—0,5, 0,5—1,0, 1,0—2,0 und über 2,0 mg $CO_2/g_{Tg} \times$ Std. Diese Art der Klassifizierung war für die statistische Bearbeitung am günstigsten, darüberhinaus läßt sie sich aber auch aus dem thermischen Verhalten der Atmung logisch ableiten.

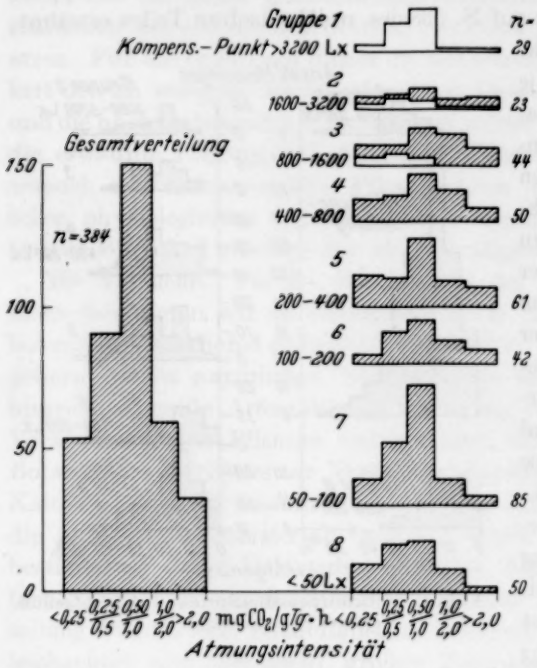

Abb. 2. Beziehungen zwischen Dunkelatmungsrate und Lichtkompensationspunkt. Abscisse: Atmungsklassen in geometrischer Abstufung; Ordinate: Anzahl Werte je Klasse; *n* Anzahl Messungen je Gruppe; weiße Felder in den Gruppen 1—3: Anteil der succulenten Pflanzen

Wie man aus der Abb. 2 ersehen kann, sind bei unserem Versuchsmaterial die Beziehungen zwischen Atmung und Kompensationspunkt nicht so einfach wie beim Lichtgenuß. Bei einem Vergleich der Kompensationspunktsgruppen in ihrer Verteilung auf die 5 Atmungsklassen stellen wir fest, daß sich Gruppe 1 und 2 ähnlich wie Gruppe 8 verhalten und eine logische Änderung der Polygone in der Beziehung hoher Lichtkompensationspunkte — hohe Atmung sich erst von der 3. Gruppe an abzeichnet. Die Differenzen der beiden Stufen 3 und 8 lassen sich im χ^2-Test gegeneinander absichern. Wenn wir nach einer Begründung für

das abweichende Verhalten der Gruppen 1 und 2 suchen, müssen wir bedenken, daß wir im Hinblick auf die Möglichkeit einer Verallgemeinerung der Ergebnisse sehr verschiedene Pflanzentypen für die Versuche herangezogen haben. Das Sortiment in unserem Gewächshaus umfaßt Pflanzen aus allen Erdteilen, Arten des tropischen Regenwaldes sind ebenso vertreten wie solche aus den Steppen und Wüsten der heißen, warmtemperierten und gemäßigten Zone. Wie wir bereits früher erwähnten, befanden sich unter den Versuchspflanzen eine große Anzahl von Succulenten. Diese sind bekannt für ihre niedrige Stoffwechselintensität. Dazu kommt noch die schon beschriebene Benachteiligung dieser Pflanzen bei den Kompensationsmessungen gegenüber den flach gebauten Assimilationsorganen. Beides zusammen schafft für die Succulenten besondere Verhältnisse. Sie liegen ausnahmslos in den ersten drei Kompensationsgruppen. In Abb. 2 haben wir sie in jeder Gruppe besonders hervorgehoben (ohne Signatur). Wie man sieht, besteht die Gruppe 1 ausschließlich aus Succulenten und in den Gruppen 2 und 3 nehmen sie den größten Teil der beiden unteren Atmungsklassen ein. Nach Absonderung der Succulenten ordnet sich auch die Gruppe 2 in die allgemeine Tendenz der Flachblätter ein: hohe Atmungsrate korrespondiert mit hohem Kompensationspunkt. Die Anzahl der in Gruppe 2 verbleibenden Arten mit flachen Assimilationsorganen ist jedoch zu gering, um sie in eine Statistik mit einzubeziehen.

Um die gefundene Tendenz zu veranschaulichen, haben wir innerhalb des statistisch gesicherten Bereiches, der Gruppen 3—8 der Abb. 2, berechnet wieviel Prozent der Atmungsklassen in jeder Gruppe auf die entsprechenden 5 Atmungsklassen der Gesamtverteilung entfallen. Bei dieser Art der Darstellung werden die Zufälligkeiten, die sich aus der Zusammenstellung des Versuchsmaterials ergeben, ausgeschaltet. In den Gruppen 3, 4 und 8 haben wir annähernd gleich viele Meßwerte (siehe Zahlen für n in Abb. 2), so daß man die berechneten Prozentzahlen direkt vergleichen kann. Die errechneten Zahlen können der Tabelle entnommen werden.

Tabelle zu Abb. 2. *Prozentualer Anteil der Atmungsklassen in den einzelnen Kompensationspunktsgruppen an den entsprechenden Atmungsklassen der Gesamtverteilung.* Vergleiche Abb. 2

Atmungsklasse:			< 0,25	0,5	1,0	2,0 <
Gruppe	n					
3 mit Succulenten	44	13	8	8,5	19	18
3 ohne	34	7,5	3	7	19	18
4	50	15	10	11,5	18	15,5
8	50	17	18	11,5	12	3

Wenn man in der Tabelle die prozentuale Verteilung innerhalb der einzelnen Gruppen vergleicht, dann findet man bei Gruppe 3 (hohe Lichtkompensationswerte) hohe Prozentzahlen in den oberen Atmungs-

klassen und bei Gruppe 8 (niedrige Kompensationswerte) hohe Prozentzahlen in den unteren Atmungsklassen. Die Auffassung von BOYSEN-JENSEN und MÜLLER 1929 und WALTER 1951 findet man also im großen gesehen bestätigt. Aber das gefundene Ergebnis läßt sich doch nicht ohne weiteres verallgemeinern. Wenn wir z. B. in der Abb. 2 die Verteilung auf die Atmungsklassen in den Gruppen 1—3 bei den Succulenten betrachten, so fällt auf, daß sich in den Gruppen 2 und 3 die Verteilungen nur wenig unterscheiden. Besonders dann, wenn wir von den 4 Arten der beiden oberen Atmungsklassen in Gruppe 1 und 2, *Bryophyllum tubiflorum*, *Dischidia bengalensis*, *Echeveria agavoides* und *Crassula falcata* absehen.

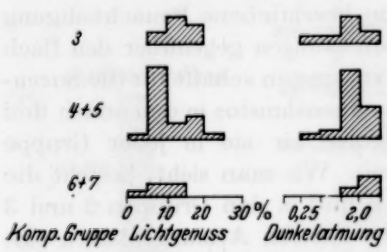

Abb. 3. Lichtgenuß und Dunkelatmungsrate in Beziehung zum Lichtkompensationspunkt bei den geprüften Begonienarten

Noch abweichendere Ergebnisse bringt eine getrennte Untersuchung der 50 Begonien. Diese verteilen sich auf die Kompensationspunktsgruppen 3—7. In Abb. 3 haben wir die Aufgliederung in den einzelnen Gruppen auf die Lichtgenuß- und Atmungsklassen zusammengestellt. Wie man sieht, sind die Lichtgenußwerte noch logisch verteilt. Die Atmungswerte dagegen liegen ganz widersinnig. Die höchsten Atmungswerte finden sich gehäuft in Gruppe 6 und 7, also bei den niedrigsten Lichtkompensationswerten.

Eine Ursache für die gefundenen abweichenden Verhältnisse anzugeben ist nicht ohne weitere Versuche möglich. Es wäre nicht ausgeschlossen, daß hier ein Einfluß eines Säurestoffwechsels vorliegt, der ja für einige Succulenten (PAECH 1950) nachgewiesen und bei den Begoniaceen nicht ausgeschlossen ist. Bei einem Säurestoffwechsel werden größere Mengen von CO_2 in niederen Karbonsäuren festgelegt und bei Bedarf wieder mobilisiert. Diese Kohlensäure geht für den Gasaustausch mit der Außenluft verloren. Wenn ein solcher Vorgang einen tageszeitlichen Rhythmus aufweist, dann kann eine kurzfristige Kompensationspunktsmessung keine Auskunft über die wirkliche Gleichgewichtslage zwischen Atmung und Assimilation geben, solange die Messung methodisch auf dem Gasaustausch eines Blattes mit der Außenluft beruht. Im Falle eines Säurestoffwechsels brauchen unsere Ergebnisse bei Succulenten und Begonien nicht der allgemeinen Tendenz: hohe Atmung — hohe Lichtkompensation, zu widersprechen. Diese Regel wird für eine Art unter sonst gleichen Verhältnissen sicher gültig sein. Bei einem Vergleich verschiedener Arten muß man aber sicher auch die spezifische Leistungsfähigkeit des Assimilationsapparates berücksichtigen.

Wir können das an Hand unseres Versuchsmaterials nachweisen. In Abb. 2 (S. 558) befinden sich eine Reihe von Arten in den Gruppen 2 und 3 (Arten mit Flachblättern) obwohl sie nur geringe Atmungsintensitäten aufwiesen, und in den Gruppen 7 und 8 eine Menge Arten mit hohen Atmungsraten. Es waren dies aus Gruppe 2 und 3:

Callistemon phoeniceus LINDL., *Kohleria hirsuta* REGEL, *Fatsia japonica* DECNE. et PLANCH., *Livistona australis* MART., *Laurus nobilis* L., *Manettia bicolor* PAXT., *Myrtus communis* L., *Psidium araca* RADDI, *Veltheimia iridiflora* JACQ.

Aus Gruppe 7:

Pilea spruceana WEDD., *Maranta leuconeura* E. MORR., *Clerodendron trichotomum* THUNB., *Tradescantia albiflora* KUNTH, *Tradescantia viridis* HORT., *Aechmea coerulescens* HORT., *Hemigraphis repanda* T. ANDERS., *Araujia sericifera* BERT., *Bixa orellana* L., *Columnea hirsuta* SW., *Eranthemum lindaui* C. B. CLARKE, *Aspidium filix mas* SW.

Aus Gruppe 8:

Aristolochia fimbriata CHAM., *Aristolochia elegans* MART., *Caladium hybrida* HORT., *Biophytum sensitivum* D. C., *Strophantus speciosa* REB., *Ceiba pentandra* GÄRT., *Ficus triangularis* WARB.

Man kann nicht ohne Vorbehalt sagen, daß in jedem Falle die Leistungsfähigkeit des Assimilationsapparates für die Abweichung nach oben oder unten verantwortlich ist. Zumindestens für die Arten der Gruppen 2 und 3 ließe sich die ungünstige Stoffwechselbilanz wenigstens teilweise durch die starke Schattenwirkung einer dicken Cuticula und einer derben Epidermis erklären. Dem äußeren Anschein nach läßt sich aber keine Besonderheit feststellen. Die meisten dieser Arten sind zwar Hartlaubpflanzen, aber in den Gruppen mit niedrigeren Kompensationspunkten befinden sich ebenfalls viele Arten mit Hartlaub.

In den Gruppen 7 und 8 sind es vornehmlich Arten der Gattungen *Tradescantia* und *Aristolochia* sowie Vertreter der *Urticaceae* und *Acanthaceae*. Wir haben hier nur Beispiele aus den Gruppen 7 und 8 angeführt; aus Gruppe 6 wären noch zu nennen *Tradescantia crassula* LINK, *Manihot utilissima* POHL, *Asparagus sprengeri* REGEL und *Aristolochia brasiliensis* MART. et ZUCC. Letztere zeichnete sich ja auch im Temperaturversuch (Abb. 20, I. Mitteilung) durch die außergewöhnlich hohen Atmungswerte aus.

Wenn wir die Beziehungen von Lichtgenuß und Atmung zum Kompensationspunkt zusammenfassen, so können wir sagen:

Unter sonst gleichen Verhältnissen hat ein höherer Lichtgenuß und eine höhere Atmungsintensität auch einen höheren Lichtkompensationspunkt zur Folge. Beim Lichtgenuß scheint das allgemein gültig zu sein, bei der Atmungsintensität befinden sich noch einige nicht ganz deutbare Abweichungen. In beiden Fällen sind die Korrelationen zwar statistisch

gesichert, es zeigten sich aber einige Ausnahmen. Beim Vergleich Atmung/Kompensation sind wir darauf näher eingegangen und konnten wahrscheinlich machen, daß die Abweichungen von der Regel durch einen besser oder schlechter funktionierenden Assimilationsapparat bedingt sein müssen. Einige weitere Anhaltspunkte zur Klärung dieser Fragen fanden wir bei den ökologischen Versuchen an Waldschattenpflanzen, die wir im folgenden Kapitel beschreiben.

4. Ökologische Versuche

Die ersten Versuche über die ökologische Bedeutung des Gaswechselgleichgewichtes und zwar bei Meeresalgen hat KNIEP 1914, 1915 (vgl. hierzu auch HARDER 1930) mitgeteilt. Auf seine Anregung hin hat PLÄTZER 1916 die Arbeit über den Kompensationspunkt einiger Süßwasserpflanzen durchgeführt. Diesen Arbeiten folgten dann eine Reihe ökologischer Untersuchungen an Land- und Wasserpflanzen von BOYSEN-JENSEN 1918, HARDER 1923, STÅLFELT 1938, BOYSEN-JENSEN und MÜLLER 1929a u. b, RUTTNER 1926. Die Ergebnisse dieser Arbeiten, soweit sie den Einfluß von Lichtgenuß, Atmung und Temperatur auf die Lage des Kompensationspunktes betrafen, haben wir in den voraufgegangenen Kapiteln diskutiert.

Neben diesen Problemen wird in den genannten Arbeiten nach einer ökologischen Charakterisierung der untersuchten Pflanzen mit Hilfe des Kompensationspunktes gesucht. Aus den Arbeiten ist aber keine einheitliche Ansicht zu erkennen. Für jede einzelne Art ließ sich der Lichtkompensationspunkt als Anzeiger für den Gaswechsel verwerten, nicht jedoch im Vergleich der Arten untereinander. Die Werte aller Autoren miteinander zu vergleichen ist nicht möglich, weil sie entweder verschiedene Methoden der Lichtmessung oder nicht die gleichen Maßsysteme benützen. Hinzu kommt noch, daß die gezogenen Schlüsse meist auf einer geringen Anzahl von Einzelmessungen beruhen, was auf die methodischen Schwierigkeiten bei der Bestimmung des Kompensationspunktes zurückzuführen ist. Da uns die ökologische Bedeutung und Verwendbarkeit des Lichtkompensationspunktes besonders interessierte, haben wir das ganze Problem noch einmal aufgegriffen. Einige dieser Versuche sind bereits in Arbeiten zusammengefaßt, die teils gedruckt, teils zur Veröffentlichung vorbereitet sind: PAVLETIĆ und LIETH 1958, LIETH und VOGT 1959, VOGT 1959, ASHTON und LIETH (in Vorbereitung).

Wir hatten bereits gezeigt, daß der Lichtkompensationspunkt vom Lichtgenuß abhängt. Wir müssen, wenn diese Regel allgemein gültig sein soll, die gleiche Abhängigkeit auch unter natürlichen Standortsbedingungen finden. Die Pflanzen von stark besonnten Standorten, Äckern, Wegen und Wiesen müssen einen höheren Kompensationspunkt

besitzen als solche, die im Waldesschatten wachsen. Diese Annahme konnten wir bestätigen. In den Abb. 4 und 5 haben wir die Ergebnisse zusammengestellt und zwar in Abb. 4 für die „Sonnenpflanzen" *Plantago*

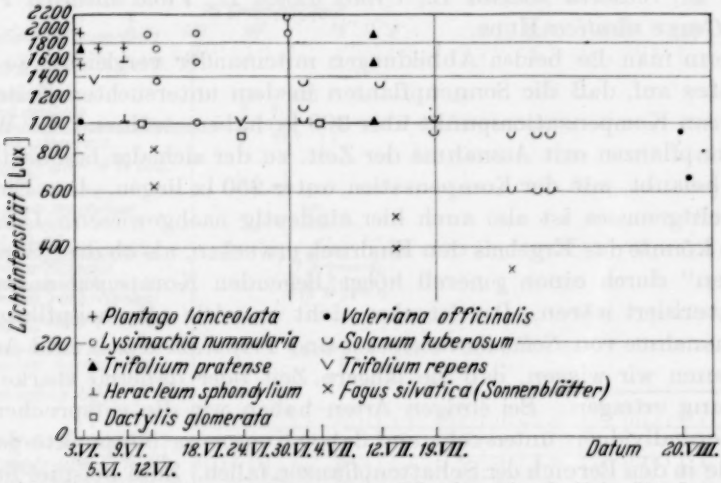

Abb. 4. Lichtkompensationspunkte von Pflanzen unbeschatteter Standorte

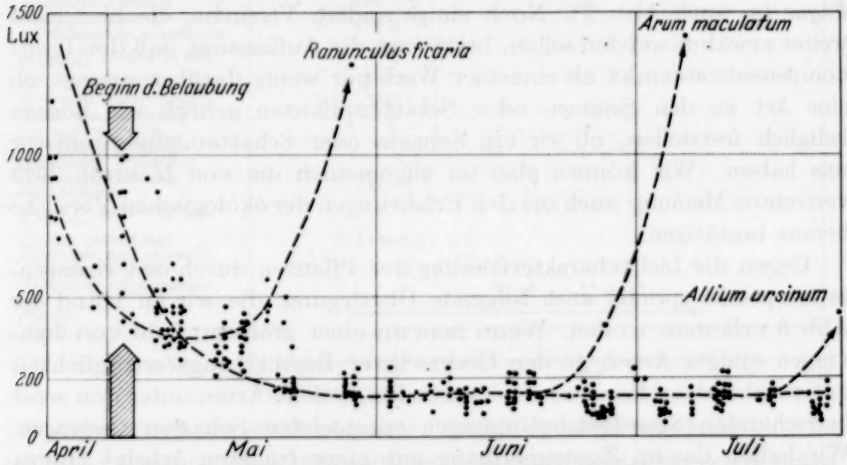

Abb. 5. Jahreszeitlicher Verlauf der Kompensationspunkte von 20 verschiedenen Waldschattenpflanzen. Für 3 Arten ist der Kurvenverlauf angedeutet

lanceolata L., *Lysimachia nummularia* L., *Trifolium pratense* L., *Trif. repens* L., *Heracleum sphondylium* L., *Dactylis glomerata* L., *Valeriana officinalis* L., *Solanum tuberosum* L., Sorte Heida, sowie *Fagus silvatica* L. und in Abb. 5 für die Waldschattenpflanzen: *Arum maculatum* L., *Allium ursinum* L., *Anemone nemorosa* L., *Asarum europaeum* L., *Aegopodium podagraria* L., *Carpinus betulus* L., *Convallaria majalis* L.,

Fagus silvatica L. (Schattenblätter), *Lonicera xylosteum* L., *Lamium galeobdolon* (L.) Cr., *Primula elatior* L., *Paris quadrifolia* L., *Prunus padus* L., *Ranunculus ficaria* L., *Ranunculus lanuginosus* L., *Scilla bifolia* L., *Stellaria holostea* L., *Urtica dioica* L., *Viola silvatica* FRIES sowie *Carex silvatica* HUDS.

Wenn man die beiden Abbildungen miteinander vergleicht, so fällt als erstes auf, daß die Sonnenpflanzen in dem untersuchten Zeitraum alle ihren Kompensationspunkt über 300 lx haben, während die Waldschattenpflanzen mit Ausnahme der Zeit, zu der sich der beschattende Wald belaubt, mit der Kompensation unter 250 lx liegen. Der Einfluß des Lichtgenusses ist also auch hier eindeutig nachgewiesen. Darüber hinaus könnte das Ergebnis den Eindruck erwecken, als ob die „Sonnenpflanzen" durch einen generell höher liegenden Kompensationspunkt charakterisiert wären. Das ist aber nicht so. Alle „Sonnenpflanzen", mit Ausnahme von *Solanum tuberosum* und *Trifolium repens* sind Arten, von denen wir wissen, daß sie längere Zeit oder dauernd starke Beschattung ertragen. Bei einigen Arten haben wir die entsprechenden Schattenindividuen untersucht und dabei Kompensationspunkte gefunden, die in den Bereich der Schattenpflanzen fallen. Zum Beispiel finden sich auf den beiden Abb. 4 und 5 die Sonnen- und Schattenblätter von *Fagus* (s. auch Abb. 7). Noch einige andere Versuche, die hier nicht weiter erwähnt werden sollen, bestätigen die Auffassung, daß der Lichtkompensationspunkt als einzelner Wert nur wenig darüber aussagt, ob eine Art zu den Sonnen- oder Schattenpflanzen gehört, wir können lediglich feststellen, ob wir ein Sonnen- oder Schattenindividuum vor uns haben. Wir können also im allgemeinen die von HARDER 1923 vertretene Meinung auch aus den Erfahrungen der ökologischen Versuche heraus bestätigen.

Gegen die Lichtcharakterisierung der Pflanzen durch den Kompensationspunkt spricht auch folgende Überlegung, die wir an Hand der Abb. 6 erläutern wollen. Wenn man an einer größeren Zahl von Individuen einiger Arten an der Grenze ihrer Beschattungsverträglichkeit untersucht, dann kann man herausfinden, welche Arten unter den sonst herrschenden Standortsbedingungen am meisten Schatten vertragen. Wir haben das im Zusammenhang mit einer früheren Arbeit[1] (LIETH 1958) an Höhlenpflanzen untersucht. Abb. 6 zeigt die Ergebnisse von Lichtgenußmessungen in Höhlen verschiedener Öffnungsrichtung am Rosenstein bei Heubach und in der Umgebung von Hallstatt. In Abb. 6 sind in Tabelle 1 die Messungen der Rosenstein-Höhlen und in Tabelle 2 die Messungen bei Hallstatt zusammengestellt; jeweils von oben nach unten nach fallendem Lichtbedarf geordnet. Ohne weiter auf Einzel-

[1] Herrn Dr. REHDER sowie meiner Frau danke ich für die Mithilfe bei den Messungen, die sich zum Teil nicht allein durchführen ließen.

heiten einzugehen, wollen wir darauf hinweisen, daß in beiden Tabellen die Reihenfolge Blütenpflanzen—Farne—Moose—Algen zu erkennen ist. Am Rosenstein fehlten lediglich die Moose, die hier wegen der

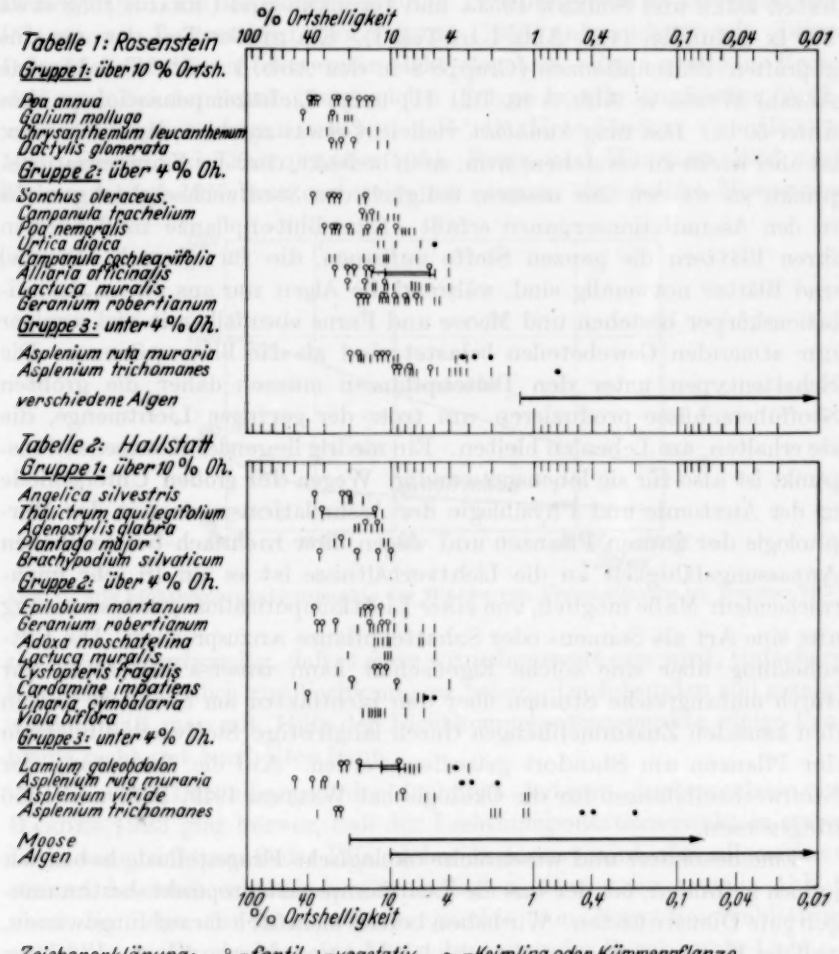

Abb. 6. Der Lichtgenuß einiger Höhlenpflanzen an der unteren Grenze ihrer Lebensmöglichkeit. Tabelle 1: Lichtmessungen an Höhlen in der Umgebung des Rosenstein bei Heubach, Schwäbische Alb; Tabelle 2: Lichtmessungen in der Umgebung des Hallstätter Sees am Fuße des Dachsteinmassivs in den Alpen. Weitere Erläuterungen im Text

Trockenheit der Standorte, vor allem auch wegen der mangelnden Benetzung mit flüssigem Wasser, nicht gedeihen können.

Wollte man die gefundene Reihenfolge mit dem Gaswechselgleichgewicht verbinden, dann müßte man erwarten, daß in der gleichen Richtung die Lichtkompensationspunkte sinken. Das ist aber nicht so.

Aus den Untersuchungen von STÅLFELT 1938 wissen wir, daß der Kompensationspunkt der Waldschattenmoose bei 500 lx liegt. Unsere eigenen Bestimmungen lagen zwischen 300 und 600 lx. Für die Algen haben EGLE und SCHENK 1953a und BRUCKER und URBACH 1958 etwa 100 lx gefunden (vgl. Abb. 1 in Teil I). Ein großer Teil der von uns geprüften Blütenpflanzen (Gruppe 8 in den Abb. 1 und 2, Teil II, eine Anzahl Werte in Abb. 5 in Teil II) hatte Lichtkompensationspunkte unter 50 lx. Das mag zunächst vielleicht etwas merkwürdig erscheinen, ist aber leicht zu verstehen, wenn man bedenkt, daß der Kompensationspunkt, so wie wir ihn messen, lediglich das Stoffwechselgleichgewicht in den Assimilationsorganen erfaßt. Eine Blütenpflanze muß aber in ihren Blättern die ganzen Stoffe aufbauen, die für Wurzeln, Stengel und Blätter notwendig sind, während die Algen nur aus einem Assimilationskörper bestehen und Moose und Farne ebenfalls mit viel weniger nur atmenden Gewebeteilen belastet sind als die Blütenpflanzen. Die Schattentypen unter den Blütenpflanzen müssen daher die größten Stoffüberschüsse produzieren, um trotz der geringen Lichtmenge, die sie erhalten, am Leben zu bleiben. Ein niedrig liegender Kompensationspunkt ist also für sie lebensnotwendig. Wegen der großen Unterschiede in der Anatomie und Physiologie der Assimilationsorgane, in der Morphologie der ganzen Pflanzen und wegen ihrer mehrfach beschriebenen Anpassungsfähigkeit an die Lichtverhältnisse ist es nur in sehr unzureichendem Maße möglich, von *einer* Lichtkompensationspunktsmessung aus eine Art als Sonnen- oder Schattenpflanze anzusprechen. Die Entscheidung über eine solche Eigenschaft kann unseres Erachtens nur durch umfangreiche Studien über den Lichtfaktor am Standort und in den kausalen Zusammenhängen durch langfristige Stoffwechselbilanzen der Pflanzen am Standort getroffen werden. Auf die Bedeutung der Stoffwechselbilanzen für die Ökologie hat WALTER 1949, 1951 und 1956 hingewiesen.

Eine besondere und wesentliche ökologische Fragestellung haben wir jedoch gefunden, bei der uns die Lichtkompensationspunktsbestimmungen gute Dienste leisten. Wir haben bereits mehrfach darauf hingewiesen, daß der Kompensationspunkt sehr labil ist und durch vielerlei Einflüsse verschoben werden kann. Auf der anderen Seite ist aber der Kompensationspunkt ein guter Anzeiger für den gegenwärtigen Zustand des gesamten Stoffwechselapparates, unter der Voraussetzung, daß man seine durchschnittliche Arbeitsfähigkeit kennt. Wenn man also während längerer Zeiträume gleichzeitig Standortsfaktoren und Kompensationspunkte mißt, dann muß es möglich sein, den Einfluß des Faktors auf den Stoffwechsel der Pflanze zu analysieren.

Es ließen sich damit eine Anzahl Probleme bearbeiten; zum Beispiel die bereits im Teil I beschriebene Tagesrhythmik des Kompensations-

punktes, die ja in Einklang mit den ökologischen Atmungsmessungen von POLSTER 1950 zu bringen ist oder die Ausbildung von Schattenpigmenten (REINERT 1953, BÜNNING u. Mitarb. 1953) unter ökologischen Bedingungen, wie das, allerdings ohne Beziehung zum Stoffwechsel der Pflanze, von LAUTENSCHLAGER-FLEURY (1955) untersucht wurde. Diese Beispiele, auf die wir hier weiter nicht eingehen, mögen genügen. Zwar sind auch bei der Bearbeitung solcher Fragen bereits langfristige Stoffwechselbilanzen gezogen worden; z. B. die Uras-Studien von HUBER 1950, PISEK und TRANQUILLINI 1954, PISEK und WINKLER 1958 und TRANQUILLINI 1957, um nur einige zu nennen, aber solche Messungen

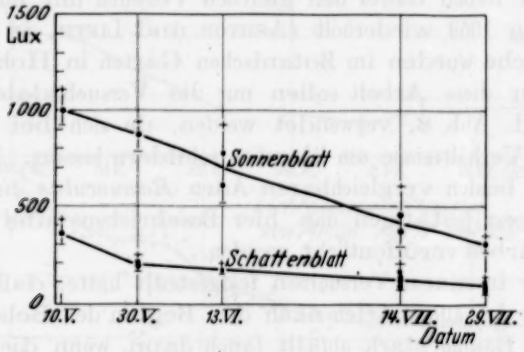

Abb. 7. Die Lichtkompensationspunkte der Blätter von *Fagus silvatica* im Sommer 1957

sind doch so aufwendig, daß es stets wünschenswert sein wird, einfachere Methoden zusätzlich zur Verfügung zu haben. Im folgenden soll gezeigt werden, daß man mit Hilfe der Lichtkompensationspunkte einige Probleme recht gut bearbeiten kann.

Aus den Darstellungen der früheren Autoren, insbesondere von HARDER 1923 ging hervor, daß der Lichtkompensationspunkt in erster Linie vom Lichtgenuß der Pflanze her bestimmt wird. Im allgemeinen stimmt das auch, wie wir bereits darlegten, aber wenn man in Abb. 7 oben die Lage der Kompensationspunkte von *Fagus*-Sonnenblättern ansieht, so stellt man hier eine Abweichung von der Regel „mehr Licht — höherer Kompensationspunkt" fest. Die Kompensationspunkte sinken während der ganzen Vegetationsperiode, soweit wir sie untersucht haben. Im ersten Teil der Versuchszeit steigt aber die mittlere tägliche Lichtsumme noch an, und man müßte eigentlich für diesen Zeitraum einen leichten Anstieg der Kompensationspunkte erwarten. Die gleiche Beobachtung machten wir auch an *Solanum tuberosum* (vgl. Abb. 4, S. 563). Wir können aus diesen Versuchen den Schluß ziehen, daß im Laufe der Vegetationsperiode die pflanzliche Stoffwechselbilanz zunehmend günstiger wird.

Ähnliche Beobachtungen machten wir auch bei den Waldschattenpflanzen, die von VOGT (1959) untersucht wurden. In der Abb. 5 auf S. 563 zeigten wir, daß zu Beginn der Vegetationsperiode die Kompensationspunkte aller Pflanzen sehr hoch lagen. Bei einzelnen Arten waren die Blätter bereits ausgewachsen, bei vielen aber auch erst in der Entwicklung. Alle untersuchten Pflanzen waren Schattenindividuen aus dem Körschwald nahe bei Hohenheim, d.h. nach vollständiger Belaubung der Bäume hatten alle Pflanzen etwa 5% Lichtgenuß. VOGT hatte 1958 noch keine Möglichkeit parallel zu seinen Kompensationspunktsmessungen die Lichtverhältnisse am Standort genauer zu untersuchen. Wir haben daher den gleichen Versuch mit einer erweiterten Fragestellung 1959 wiederholt (ASHTON und LIETH, in Vorbereitung). Diese Versuche wurden im Botanischen Garten in Hohenheim durchgeführt. Für diese Arbeit sollen nur die Versuchsdaten von *Allium ursinum*, vgl. Abb. 8, verwendet werden, da sich bei dieser Art die gefundenen Verhältnisse am klarsten schildern lassen. Die Ergebnisse der anderen beiden vergleichbaren Arten *Ranunculus ficaria* und *Anemone nemorosa* bestätigen das hier Beschriebene und sollen in der erwähnten Arbeit veröffentlicht werden.

Da VOGT in seinen Versuchen festgestellt hatte, daß der Kompensationspunkt bei allen Arten nach dem Beginn der Belaubung der beschattenden Bäume stark abfällt (auch dann, wenn die Blätter schon ausgewachsen erscheinen), wollten wir 1959 untersuchen, ob das Licht, also ein äußerer Faktor oder ob eine innere Ursache für den Abfall der Kompensationspunkte verantwortlich ist. Wir haben deshalb am 1. 4. 59 aus dem südlichen, bewaldeten Teil des Botanischen Gartens Teile eines dichten *Allium ursinum*-Bestandes in den offenen Teil des Gartens verpflanzt. Zur Zeit des Ausgrabens trieben die Pflanzen gerade die ersten Blätter. Das ganze Wurzelsystem wurde etwa bis auf 30 cm Tiefe ausgehoben und vorsichtig auf die eingeebnete Bodenfläche eines Frühbeetkastens aufgesetzt. Der ganze Kasten hatte nach dem Einbringen der Pflanzen eine neue, einheitliche Bodenoberfläche. In etwa 10 m Entfernung vom Kasten sowie an 2 Stellen des bewaldeten Teiles des Gartens in der Nähe des *Allium*-Standortes stellten wir Meßzellen auf (Selen-Photoelemente der Firma Lange, Berlin), die mit etwa 50 m langen Kabelleitungen mit dem zugehörigen registrierenden Meßinstrument verbunden wurden. Am 10. 4., als wir sahen, daß sich die umgesetzten Pflanzen gut entwickelt hatten, begannen wir mit den Messungen. Die Ergebnisse, zusammen mit den phänologisch synchronisierten Messungen von VOGT aus dem Jahr 1958 sind in Abb. 8 zusammengestellt. In beiden Jahren zeigen die Lichtkompensationspunkte der beschatteten Individuen das gleiche Bild; sie beginnen bei etwa 900 lx und fallen bis auf etwa 200 lx. In der Kurve 1959 finden wir lediglich 2 Abwei-

chungen, die durch die Fröste nach dem 20. 4. und 1. 5. verursacht wurden. (Das bestätigt unsere früheren Erfahrungen, s. PAVLETIĆ und LIETH 1958). Der Lichtgenuß des beschatteten Standortes sinkt gegenüber dem frei stehenden Frühbeetkasten (95% Lichtgenuß) von 50%

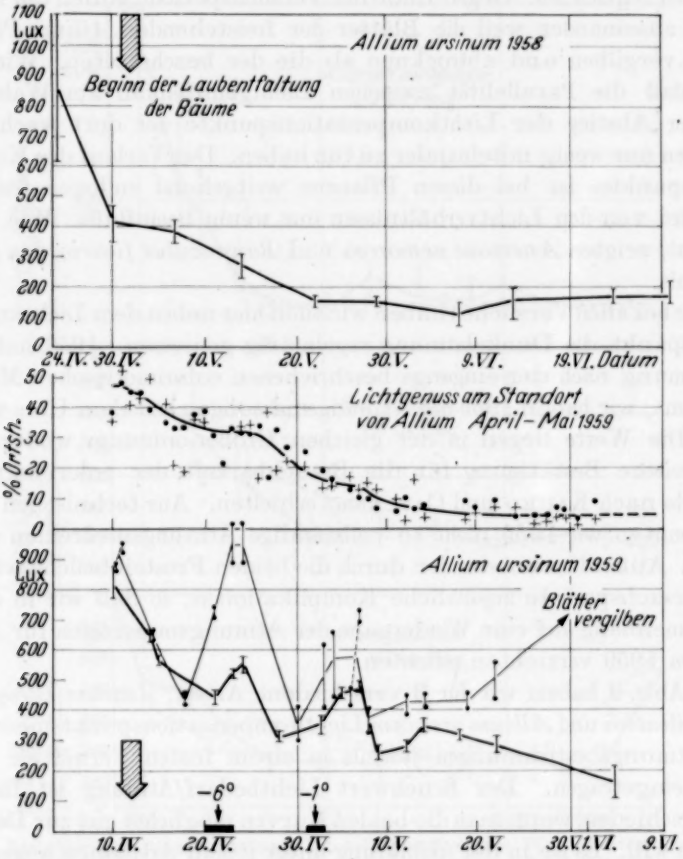

Abb. 8. Kompensationspunktsmessungen an *Allium ursinum*. Dicke Linien bei 1958 und 1959 für beschattete Individuen, dünne Linie 1959 für unbeschattete; kleine Pfeile mit Zahlen bedeuten Frosttage 1959; die Kurven beider Jahre sind phänologisch koordiniert

auf 5—7% Lichtgenuß. Den Lichtgenuß haben wir aus den planimetrierten Flächen errechnet, die sich aus den Registrierkurven über der 0-Linie ergeben. Nach unseren früher geschilderten Erfahrungen müßte man eigentlich erwarten, daß die Kompensationspunkte der frei stehenden Pflanzen während der Versuchszeit zumindest gleich bleiben würde, wenn nicht sogar ansteigen. Wenn man in Abb. 8 (unten) den Verlauf der dünnen Linie (das ist die Lage der Kompensationspunkte der freistehenden Pflanzen) mit dem der dicken Linie (für die beschatteten

Pflanzen) vergleicht, so stellt man bei beiden Kurven die gleiche Tendenz fest. Die Kurve der freistehenden Individuen liegt nur wenig über der der beschatteten und die Reaktion auf die beiden Spätfrosteinbrüche fällt stärker aus, was ja bei der ungeschützteren Lage der freistehenden Pflanzen logisch ist. Gegen Ende der Versuchsperiode laufen die Kurven weiter auseinander weil die Blätter der freistehenden *Allium*-Pflanzen früher vergilben und abtrocknen als die der beschatteten. Wir sehen also, daß die Parallelität zwischen Lichtgenußabfall am Waldboden und der Abstieg der Lichtkompensationspunkte der dort wachsenden Pflanzen nur wenig miteinander zu tun haben. Der Verlauf des Kompensationspunktes ist bei diesen Pflanzen weitgehend endogen festgelegt und wird von den Lichtverhältnissen nur wenig beeinflußt. Wie bereits erwähnt, zeigten *Anemone nemorosa* und *Ranunculus ficaria* das gleiche Ergebnis.

Wie bei allen Versuchen haben wir auch hier neben dem Lichtkompensationspunkt die Dunkelatmung regelmäßig gemessen. 1958 hat VOGT die Atmung nach der eingangs beschriebenen colorimetrischen Methode bestimmt, wir haben 1959 die Atmungsmessungen mit dem Uras wiederholt. Die Werte liegen in der gleichen Größenordnung, wodurch wir eine weitere Bestätigung für die Brauchbarkeit der colorimetrischen Methode nach KAUKO und CARLBERG erhielten. Aus technischen Gründen konnten wir 1959 nicht so vollständige Atmungsmeßreihen durchführen. Außerdem entstanden durch die beiden Frosteinbrüche während der Versuchsperiode zusätzliche Komplikationen, so daß wir in diesem Zusammenhang auf eine Wiedergabe der Atmungsmessungen für *Allium ursinum* 1959 verzichten möchten.

In Abb. 9 haben wir für 3 verschiedene Arten: *Asarum europaeum*, *Viola silvatica* und *Allium ursinum* Lichtkompensationspunktsmessungen und Atmungsbestimmungen jeweils in einem festen Verhältnis zueinander eingetragen. Der Bruchwert Lichtbedarf/Atmung ist für jede Art verschieden, wenn man die beiden Kurven möglichst gut zur Deckung bringen will. Es ist in der Abbildung unter jedem Artnamen angegeben. Wie man sieht, besteht in allen 3 Fällen eine sehr weitgehende positive Korrelation zwischen dem Verlauf der Atmungs- und Kompensationskurve. Daraus läßt sich schließen, daß für den untersuchten Lebensabschnitt dieser Pflanzen die Höhe der Atmung entscheidend ist für die Lage des Kompensationspunktes. Folgerichtig müßte dann im gleichen Zeitraum die Leistungsfähigkeit des Assimilationsapparates gleich bleiben. Dieses Ergebnis bestätigt die Befunde von BOYSEN-JENSEN und MÜLLER 1929b und die Deutung deren Ergebnisse durch WALTER 1951. Wir möchten jedoch darauf hinweisen, daß wir abweichende Verhältnisse bei Frost und bei vergilbenden Blättern fanden. Hier ließ sich in einigen Fällen der Einfluß eines variablen Assimilations-

apparates auf den Kompensationspunkt nachweisen (PAVLETIĆ und LIETH 1958). Die Beziehung zwischen Assimilationsapparat und Lichtkompensationspunkt muß noch eingehender untersucht werden, ehe wir sichere Schlüsse ziehen können.

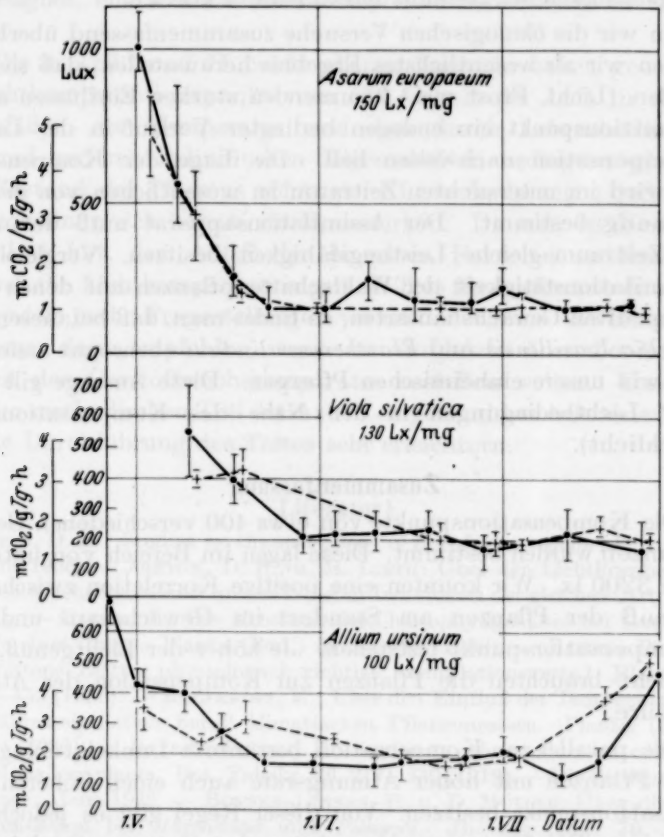

Abb. 9. Lichtkompensationspunkt und Dunkelatmung einiger Waldschattenpflanzen im Frühjahr 1958; durchgehende Linie: Kompensationspunkte; gestrichelte Linie: Atmung. Erläuterungen des Verhältnisses *lx*/mg siehe im Text

Das Verhältnis lx Lichtbedarf zu mg CO_2-Atmungsrate entspricht wieder der Leistung des Assimilationsapparates in der Nähe des Kompensationspunktes, wie wir es bei den Temperaturversuchen Abb. 22, Teil I errechnet hatten. Der Bruch ist in Abb. 2 lediglich im Nenner mit 10 multipliziert worden. Die Messungen an den einheimischen Waldpflanzen sind alle bei 18—20° C durchgeführt, und wenn wir die Zahlen 150, 130 und 100 lx/mg CO_2 mit denen aus Abb. 22, Teil I vergleichen, so sehen wir, daß sich unsere Waldschattenpflanzen durchaus mit denen im Gewächshaus unter Schattenbedingungen aufgezogenen

tropischen und subtropischen Pflanzen messen können. Von den dort untersuchten Arten hat lediglich *Aristolochia brasiliensis* bei 25° C mit etwa 80 lx/mg die Werte der einheimischen Pflanzen unterschritten, und *Eranthemum lindaui* hat mit 100 lx/mg bei 20° C die gleiche Leistungsfähigkeit des Assimilationsapparates gezeigt.

Wenn wir die ökologischen Versuche zusammenfassend überblicken, so können wir als wesentlichstes Ergebnis herausstellen, daß sich trotz von außen (Licht, Frost u.a.) kommenden starken Einflüssen auf den Kompensationspunkt ein endogen bedingter Verlauf in der Lage der Lichtkompensation nachweisen ließ. Die Lage der Kompensationspunkte wird im untersuchten Zeitraum im wesentlichen von der Höhe der Atmung bestimmt. Der Assimilationsapparat muß demnach in diesem Zeitraum gleiche Leistungsfähigkeit besitzen. Vergleicht man die Assimilationstätigkeit der Waldschattenpflanzen mit denen der im Teil I geprüften Gewächshausarten, so findet man, daß bei diesen nur 2, *Aristolochia brasiliensis* und *Eranthemum lindaui* ebensogut assimilieren können wie unsere einheimischen Pflanzen. Diese Aussage gilt jedoch nur für Lichtbedingungen in der Nähe des Kompensationslichtes (Schwachlicht).

Zusammenfassung

1. Die Kompensationspunkte von etwa 400 verschiedenen Gewächshauspflanzen wurden bestimmt. Diese lagen im Bereich von unter 50 lx bis über 3200 lx. Wir konnten eine positive Korrelation zwischen dem Lichtgenuß der Pflanzen am Standort im Gewächshaus und ihrem Lichtkompensationspunkt feststellen. Je höher der Lichtgenuß, um so mehr Licht brauchten die Pflanzen zur Kompensation der Atmungskohlensäure.

2. Die parallel zur Kompensation bestimmte Dunkelatmung ergab, daß die Pflanzen mit hoher Atmungsrate auch einen höheren Lichtkompensationspunkt besitzen. Von dieser Regel gibt es jedoch einige Ausnahmen. Die 50 untersuchten Arten der Gattung *Begonia* zeigen keine logische Beziehung zur Atmung. Die Succulenten unterscheiden sich von den Pflanzen mit Flachblättern dadurch, daß sie trotz geringer Atmung die höchst gemessenen Kompensationspunkte besitzen. Überhaupt erschwert die Anatomie der Assimilationsorgane den Vergleich der Kompensationspunkte zwischen verschieden gebauten Arten. Das gleiche gilt für die Morphologie und einige physiologische Eigenschaften wie z.B. für einen Säurestoffwechsel.

3. Eine Anzahl ökologischer Versuche, vornehmlich an Waldschattenpflanzen, wurden durchgeführt. Dabei konnten wir nachweisen, daß der Lichtkompensationspunkt im Laufe des Jahres unabhängig von den herrschenden Lichtverhältnissen Schwankungen unterliegt. Derartige

Kompensationspunkts-Änderungen scheinen endogen festgelegt zu sein und beruhen in den meisten Lebensabschnitten der Pflanzen auf verschieden hoher Atmungsintensität.

Der Lichtkompensationspunkt ist nach unseren Erfahrungen nicht dazu geeignet, eine Pflanze als Sonnen- oder Schattenart zu charakterisieren.

4. Die in Teil I und II beschriebenen Versuche haben gezeigt, daß der Lichtkompensationspunkt vom CO_2-Gehalt der Luft in den Versuchsgefäßen, der Temperatur und dem durch Lebensbedingungen, -alter und anderen individuellen Eigenschaften bedingten physiologischen Zustand des Plasmas abhängt. Kleine Änderungen jeder Komponente können sich bereits stark auswirken. Da man im Versuch die Möglichkeit hat, den Anteil der einzelnen Faktoren zu analysieren, kann man die Lichtkompensation gut als Test für bestimmte ökologische und physiologische Fragestellungen verwenden. Seine Anwendung wird sich immer dann empfehlen, wenn wir Vergleiche über die Leistungsfähigkeit des Gasstoffwechselapparates anstellen wollen. Unsere einfache, im methodischen Teil der Arbeit eingehend beschriebene Methode wird die Durchführung des Testes sehr erleichtern.

Literatur[1]

Ashton, D. H.: Studies on the autecology of *Eucalyptus regnans* F. v. M. Diss. Melbourne 1956. — Ashton, D. H., u. H. Lieth: Über den Lichtkompensationspunkt von beschatteten und unbeschatteten Individuen der gleichen Art. In Vorbereitung. — Bauer, A.: Die Konstanz des Chlorophyllgehaltes bei Laubblättern im Laufe eines Tages. Planta (Berl.) **51**, 84—98 (1958). — Bauer, Ph.: Geben abgeschnittene Blätter physiologisch richtige Assimilationswerte? Planta (Berl.) **24**, 446—453 (1935). — Beljakoff, E.: Über den Einfluß der Temperatur auf die Kohlensäureassimilation bei 2 klimatischen Pflanzenrassen. Planta (Berl.) **11**, 727—764 (1930). — Boysen-Jensen, P.: Studies on the production of matter in light and shadow plants. Bot. Tidsskr. **36**, 219—230 (1918). — Die Stoffproduktion der Pflanze. Jena 1932. — Boysen-Jensen, P., u. D. Müller: Über die Kohlensäureassimilation bei *Marchantia* und *Peltigera*. Jb. wiss. Bot. **70**, 503—511 (1929a). — Die maximale Ausbeute und der tägliche Verlauf der Kohlensäureassimilation. Jb. wiss. Bot. **70**, 493—502 (1929b). — Brown jr., F. A., R. O. Freeland and C. L. Ralph: Persistent rhythms of O_2-consumption in potatoes, carrots and the seaweed Fucus. Plant Physiol. **30**, 280—292 (1955). — Brucker, W., u. W. Urbach: Zum Kohlensäure-Fließgleichgewicht beim Gaswechsel grüner Pflanzen. Ber. dtsch. bot. Ges. **71**, 321—336 (1958). — Bünning, E.: Die Physiologie des Wachstums und der Bewegungen. Berlin 1939. — Endogenous rhythm in plants. Ann. rev. Plant Physiol. **7**, 71—90 (1956a). — Endogene Aktivitätsrhythmen. Handbuch der Pflanzenphysiologie, Bd. II, S. 878—907. Berlin-Göttingen-Heidelberg: Springer 1956b. — Bünning, E., I. Dorn, G. Schneider-Höhn u. I. Thorning: Zur Funktion von Laktoflavin und Carotin beim Phototropismus und bei lichtbedingten Wachtumsbeeinflussungen. Ber. dtsch. bot. Ges.

[1] Das Literaturverzeichnis enthält auch alle in der I. Mitteilung zitierten Arbeiten.

66, 333—340 (1953). — BUKATSCH, F.: Tagesschwankungen des Blattgrüngehaltes alpiner Pflanzen. I. u. II. Z. ges. Naturwiss. **5**, 263—273 (1939). — ČATSKY, J.: Modifikace Ålvikovy metody stanoveni intensity fotosyntesy v polnich podminkách. Skornik československ. Akad. zemědělskych ved **4** (31), 69—82 (1958). — ČATSKY, J. u. B. SLAVIK: Eine neue Anwendung der CO_2-Bestimmung nach Kauko zu Assimilationsmessungen. Planta (Berl.) **51**, 63—69 (1958). — DRAWERT, H.: Untersuchungen über den Erregungs- und Erholungsvorgang in pflanzlichen Geweben nach elektrischer und mechanischer Reizung. Planta (Berl.) **26**, 391—419 (1937). — EGLE, K.: Zur Kenntnis des Lichtfeldes der Pflanze und der Blattfarbstoffe. Planta (Berl.) **26**, 546—583 (1937). — EGLE, K., u. W. SCHENK: Untersuchungen über die Reassimilation der Atmungskohlensäure bei der Photosynthese der Pflanzen. Beitr. Biol. Pflanz. **29**, 75—105 (1953a). — Der Einfluß der Temperatur auf die Lage des CO_2-Kompensationspunktes. Planta (Berl.) **43**, 83—97 (1953b). — EHRKE, G.: Über die Wirkung der Temperatur und des Lichtes auf die Atmung und Assimilation einiger Meeres- und Süßwasseralgen. Planta (Berl.) **13**, 221—310 (1931). — GJUBBENET, E. R. G., u. N. V. BAZANOVA: Tagesperiodische Schwankungen im Chlorophyllgehalt der Kartoffelblätter. Dokl. Akad. Nauk SSR. **105**, 586 bis 587 (1955). — HARDER, R.: Bemerkungen über die Variationsbreite des Kompensationspunktes. Ber. dtsch. bot. Ges. **41**, 194—198 (1923). — Über die Assimilation von Kälte- und Wärmeindividuen der gleichen Pflanzenspezies. Jb. wiss. Bot. **64**, 169—200 (1925). — Hans Kniep (Nachruf). Ber. dtsch. bot. Ges. **48**, (164—196) (1930). — Über die Assimilation der Kohlensäure bei konstanten Außenbedingungen. II. Das Verhalten von Sonnen- und Schattenpflanzen. Planta (Berl.) **20**, 699—733 (1933). — HENRICI, M.: Zweigipflige Assimilationskurven. Verh. naturforsch. Ges. Basel **32**, 107 (1921). — HÖHN, K., u. A. ELFERT: Die Wirkung ätherischer Öle auf Transpiration, Guttation und Wachstum von Hafer. Beitr. Biol. Pflanz. **33**, 1—16 (1957). — HUBER, B.: Registrierung des CO_2-Gefälles und Berechnung des CO_2-Stromes über Pflanzengesellschaften mittels Ultrarotabsorptionsschreiber. Ber. dtsch. bot. Ges. **63**, 52—63 (1950). — ILJIN, W. S.: Einfluß des Welkens auf die Atmung der Pflanzen. Flora (Jena) **116**, 379—403 (1923). — Der Einfluß des Wassermangels auf die Kohlenstoffassimilation durch die Pflanzen. Flora (Jena) **116**, 360—378 (1923). — Über Öffnen der Stomata bei starkem Welken der Pflanzen. Jb. wiss. Bot. **77**, 220—251 (1933). — Lebensfähigkeit der Pflanzenzellen in trockenem Zustand. Planta (Berl.) **24**, 742—754 (1935). — KAUKO, Y.: Mathematische und graphische Behandlung des Gleichgewichtes Base-Kohlensäure-Wasser bei verdünnten Lösungen. Ann. Acad. Sci. fenn. A **39**, 1—83 (1934). — KAUKO, Y. u. J. J. CARLBERG: Praktische Ausführung der Kohlensäurebestimmung in Gasgemischen mit Hilfe von pH-Messungen. Z. analyt. Chem. **102**, 393 bis 407 (1935). — KNIEP, H.: Über die Assimilation und Atmung der Meeresalgen. Int. Rev. Hydrobiol. Hydrogr. **7**, 1—38 (1914). — Über den Gasaustausch der Wasserpflanzen; ein Beitrag zur Kritik der Blasenzählmethode. Jb. wiss. Bot. **66**, 450—510 (1915). — KOLTHOFF, I. M.: Säuren-Basen-Indikatoren. Berlin 1932. — KOSTYTSCHEW, S., K. BAZYRINA u. W. TSCHESNOKOV: Untersuchungen über die Photosynthese der Laubblätter unter natürlichen Verhältnissen. Planta (Berl.) **5**, 696—724 (1928). — LANGE, O. L.: Hitze- und Trockenresistenz der Flechten in Beziehung zu ihrer Verbreitung. Flora (Jena) **140**, 39—97 (1953). — Zur Methodik der kolorimetrischen CO_2-Bestimmung nach ÅLVIK. Ber. dtsch. bot. Ges. **69**, 49—60 (1956). — LARSEN, P.: Vergleich der direkt bestimmten und der aus Messungen der Assimilation und Atmung errechneten Stoffproduktion einjähriger Pflanzenbestände. Planta (Berl.) **32**, 343—363 (1942). — LAUTENSCHLAGER-FLEURY, DAGMAR: Über die Ultraviolettdurchlässigkeit von Blattepidermen. Ber. schweiz. bot. Ges. **65**, 343—386 (1955). — LIETH, H.:

Grenzen und Anwendungsmöglichkeiten der colorimetrischen CO_2-Bestimmung. Planta (Berl.) **51**, 705—721 (1958). — LIETH, H., u. M. VOGT: Der Lichtkompensationspunkt einiger Waldschattenpflanzen im Sommer und im Frühjahr. Ber. des 9. Internat. Botanikerkongr. in Montreal. Bd. II, S. 227—228. 1959. — LUNDEGÅRDH, H.: Der Kreislauf der Kohlensäure in der Natur. Jena 1924. — Der Temperaturfaktor bei Kohlensäureassimilation und Atmung. Biochem. Z. **154**, 195 bis 207 (1924). — Die ökologische Station Hallands Väderö 1917—1927. Flora (Jena) **121**, 189—221 (1927). — Klima und Boden in ihrer Wirkung auf das Pflanzenleben, 5. Aufl. Jena 1957. — MATTHAEI, G.: On the effect of temperature on carbon-dioxide-assimilation. Phil. Trans. B **174** (1905). — MILLER, E. S., and G. O. BURR: Carbon-dioxide balance at high light intensities. Plant Physiol. **10**, 93—114 (1935). — MONTFORT, C., u. G. ZÖLLNER: Beständigkeit und Zerstörung des Chlorophylls im Blatt. Bot. Arch. **43**, 393—460 (1942). — MONTFORT, C., J. FELGNER u. L. MÜLLER: Zeitphasen im Jahreslauf des lichtökologischen Chlorophyllspiegels beim photostabilen Laubblatt. Beitr. Biol. Pflanz. **29**, 106—128 (1953). — MÜLLER, D.: Die Kohlensäureassimilation bei arktischen Pflanzen und die Abhängigkeit der Assimilation von der Temperatur. Planta (Berl.) **6**, 22—39 (1928). — NEYDEL, K.: Vergleichende Studien über die Wirkung des Lichtes und ansteigender Temperatur auf die CO_2-Assimilation bei verschiedener Lichteinstellung. Biochem. Z. **228**, 451—467 (1930). — NICOLAI, M. F. E.: Over veranderingen van de permeabilität in wortelcellen. Den Haag 1929. — PAECH, K.: Biochemie und Physiologie der sekundären Pflanzenstoffe. Berlin-Göttingen-Heidelberg: Springer 1950. — PAVLETIĆ, Z.: Kolorimetrijsko odretivanje Kompenzacione toxke svijetla Kod Kormotita. Acta bot. Croatica **18**, 113—149 (1958). — PAVLETIC, Z.: u. H. LIETH: Der Lichtkompensationspunkt einiger immergrüner Pflanzen im Winter und im Frühjahr. Ber. dtsch. bot. Ges. **69**, 309—314 (1958). — PIRSON, A., u. J. SCHÖN: Versuche zur Analyse der Stoffwechselperiodik bei Hydrodictyon. Flora (Jena) **144**, 447—466 (1956/57). — PISEK, A., u. W. TRANQUILLINI: Assimilation und Kohlenstoffhaushalt in der Krone von Fichten- (*Picea excelsa* LINK) und Rotbuchenbäumen (*Fagus silvatica* L.). Flora (Jena) **141**, 237—270 (1954). — PISEK, A., u. E. WINKLER: Assimilationsvermögen und Respiration der Fichte (*Picea excelsa* LINK) in verschiedener Höhenlage und der Zirbe (*Pinus cembra* L.) an der alpinen Waldgrenze. Planta (Berl.) **51**, 518—543 (1958). — PLÄTZER, H.: Untersuchungen über die Assimilation und Atmung der Wasserpflanzen. Diss. Univ. Würzburg 1917. — POLSTER, H.: Die physiologischen Grundlagen der Stofferzeugung im Walde. München 1950. — REINERT, J.: Über die Wirkung von Riboflavin und Carotin beim Phototropismus und bei anderen pflanzlichen Lichtreizreaktionen. Z. Bot. **41**, 103—122 (1953). — RUTTNER, F.: Über den Gaswechsel von Elodea-Sprossen verschiedener Tiefenstandorte unter den Lichtbedingungen größerer Seetiefen. Planta (Berl.) **2**, 588 bis 599 (1926). — SEYBOLD, A.: Weist der Chlorophyllgehalt der Blätter Tagesschwankungen auf? Bot. Arch. **43**, 71—77 (1942). — SEYBOLD, A., u. K. EGLE: Lichtfeld und Blattfarbstoffe. I. u. II. I. Planta (Berl.) **26**, 491—515 (1937). II. Planta (Berl.) **28**, 87—123 (1938). — SIRONVAL, C.: A propos du métabolisme de la chlorophylle dans le feutille. (Ses rapports avec la floraison.) Bull. Soc. roy. bot. Belg. **85**, 285—295 (1953). — STÅLFELT, M. G.: Zur Kenntnis der Kohlenhydratproduktion von Sonnen- und Schattenblättern. Medd. fran. Stat. Skogsförsöksanst. Stokh. **5** (1921). — Die Spaltöffnungsweite als Assimilationsfaktor. Planta (Berl.) **23**, 715—759 (1935). — Der Gasaustausch der Moose. Planta (Berl.) **27**, 30—60 (1938). — STEINER, M.: Herstellung und Prüfung geeigneter Reaktionsbedingungen. In: Die Methoden der Fermentforschung, S. 761—833. Leipzig 1940. — STEUER, J.: Tagesperiodische Veränderlichkeit des Chlorophyllgehaltes

grüner Blätter. Diss. München 1945. — Stocker, O.: Physiologische und ökologische Untersuchungen an Laub- und Strauchflechten. Ein Beitrag zur experimentellen Ökologie und Geographie der Flechten. Flora (Jena) **121**, 334—415 (1927). — Das Wasserdefizit von Gefäßpflanzen in verschiedenen Klimazonen. Planta (Berl.) **7**, 382—387 (1929). — Assimilation und Atmung westjavanischer Tropenbäume. Planta (Berl.) **24**, 402—445 (1935). — Strugger, S., u. W. Baumeister: Zur Anwendung des Uras für CO_2-Assimilationsmessungen im Laboratorium. Ber. dtsch. bot. Ges. **64**, 5—21 (1951). — Thomas, M. D., R. H. Hendricks and G. R. Hill: Apparent equilibrium between photosynthesis and respiration in an unrenewed atmosphere. Plant Physiol. **19**, 370—376 (1944). — Tranquillini, W.: Standortsklima, Wasserbilanz und CO_2-Gaswechsel junger Zirben (*Pinus cembra*) an der alpinen Waldgrenze. Planta (Berl.) **49**, 612—661 (1957). — Viebahn, G.: Assimilation und Atmung tropischer Gewächshauspflanzen im Sommer und Winter. Diss. der TH Darmstadt 1956. — Vogt, M.: Lichtkompensationspunktsmessungen an Blättern einheimischer Landpflanzen. Staatsexamensarbeit der TH Stuttgart 1959. — Walter, H.: Über Assimilation und Atmung der Pflanzen im Winter bei tiefen Temperaturen. Ber. dtsch. bot. Ges. **62**, 47—50 (1949). — Einführung in die Phytologie, Bd. III. Stuttgart 1951. — Die heutige ökologische Problemstellung und der Wettbewerb zwischen der mediterranen Hartlaubvegetation und den sommergrünen Laubwäldern. Ber. dtsch. bot. Ges. **69**, 263—273 (1956). — Walther, O. A.: Zur Temperaturabhängigkeit der Assimilation von *Vicia faba*. Flora (Jena) **121**, 301—315 (1927). — Wendel, K.: Tagesschwankungen des Blattgrüngehaltes bei Pflanzen ebener Standorte. Z. ges. Naturwiss. **6**, 327 bis 329 (1940). — Über die Veränderlichkeit des Chlorophyllgehaltes einiger Pflanzen im Ablauf eines Tages. Protoplasma **48**, 382—397 (1957). — Wolf, J.: Einfluß einer vorangegangenen Lichtperiode auf die Größe der CO_2-Ausscheidung grüner (unreifer) Äpfel im Dunkeln. Planta (Berl.) **50**, 576—578 (1958). — Yoshii, Y.: Untersuchungen über die Temperaturabhängigkeit der Kohlensäureassimilation bei Bohnen. Planta (Berl.) **5**, 681—695 (1928).

Dr. Helmut Lieth,
Botanisches Institut der Landwirtschaftlichen Hochschule Stuttgart-Hohenheim

Planta 54, 577—603 (1960)

Aus dem Botanischen Institut der Universität Erlangen

KEIMVERSUCHE MIT SAMEN VON DIPLOIDEN UND TETRAPLOIDEN *OENOTHEREN*, ZUM TEIL MIT VERSCHIEDENER PLASMATISCHER KONSTITUTION

Von

EDUARD PÜTTERICH

Mit 27 Textabbildungen

(Eingegangen am 7. Januar 1960)

I. Einleitung und Problemstellung

Nach einer Vielzahl von Arbeiten auf dem Gebiet der Samenkeimung, die in den letzten Jahrzehnten vor allem die Frage nach der Förderung oder Hemmung der Keimung durch das Licht und nach dem Ort der Lichtwirksamkeit untersuchten, ging SCHWEMMLE (1940, 1960, dazu eine Reihe noch unveröffentlichter Arbeiten) diese Frage von genetischer Sicht aus an. Als Versuchsobjekte dienen SCHWEMMLE die schon seit 1925 von ihm genau untersuchten Oenotheren, besonders *Oe. Berteriana* und *Oe. odorata*, beides isogame Komplexheterozygoten aus der Raimannia-Sektion (SCHWEMMLE 1938). Die 14 Chromosomen dieser Formen sind zu zwei Siebener-Komplexen vereinigt, die bei *Oe. Berteriana* mit B und *l* (B · *l*), bei *Oe. odorata* mit v und I (v · I) bezeichnet wurden. Die B · *l* besitzt *Berteriana*-Plasma und *Berteriana*-Plastiden (= *Bert.* Pl. *Bert.* Plstd.), die v · I *odorata*-Plasma und *odorata*-Plastiden (= *od.* Pl. *od.* Plstd.). Zu erwähnen ist noch der auf dem l_2-Chromosom lokalisierte Faktor T (Tupfungsfaktor), der neben einer Tupfung der Petalen auch die Länge der Hypanthien u.a. bedingt. SCHWEMMLE (1960) stellte nun fest, daß die Lichtabhängigkeit der Keimung bei den Samen der Oenotheren genetisch bedingt ist, und konnte für die Lichtabhängigkeit im Dunkelversuch folgende Reihenfolge der Komplexe (geordnet nach steigender Lichtabhängigkeit) aufstellen: I—v—B—*l*. Für die Keimgeschwindigkeit (= Keimverlauf) wurde die Anordnung B—v—I—*l* gefunden. Auch konnte gezeigt werden, daß z. B. drei *l*-Chromosomen einen stärkeren lichtabhängigkeitssteigernden bzw. keimverzögernden Einfluß ausüben als zwei *l*-Chromosomen oder nur ein einziges.

In der vorliegenden Arbeit soll nun untersucht werden, wie sich die Samen tetraploider Oenotheren im Vergleich zu denen der entsprechenden diploiden Ausgangsform bei der Keimung verhalten. Da dabei auch Formen mit gleichem Genom, aber verschiedenem Plasmon und Plastidom untersucht werden, wird auch stets als Grundlage für die Erklärung der Keimung der tetraploiden Samen von dem Einfluß des Plasmas und der Plastiden zu sprechen sein.

An dieser Stelle sei es mir gestattet, meinem hochverehrten Lehrer, Herrn Prof. Dr. J. SCHWEMMLE, für die Stellung des Themas und die stetige Aufmerksamkeit, die er dem Fortgang der Arbeit widmete, aufs herzlichste zu danken.

II. Material und Methode

Zur Untersuchung gelangten Samen diploider und tetraploider Oenotheren aus den Kulturen SCHWEMMLEs aus dem Jahr 1956 und anschließend solche aus eigenen Aufzuchten im Jahre 1957, die notwendig wurden, da das ursprüngliche Versuchsmaterial nicht ausreichte. Die Abstammung der einzelnen Formen wird bei der Besprechung der Versuche angeführt werden.

Für die Versuche wurden zunächst Samen aus Freibestäubungskapseln, später solche aus Selbstungskapseln verwendet. Es sollen in der Regel nur die mit den Samen aus Selbstungen erhaltenen Ergebnisse besprochen werden; werden Versuche mit Samen aus Freibestäubungen herangezogen, so wird stets gesondert darauf hingewiesen. In dem Material von 1956 lagen Samen aus der ganzen Vegetationsperiode gemischt in einem Tütchen vor. Da aber sowohl die Reifebedingungen als auch die Nachreife die Keimfähigkeit stark beeinflussen (GASSNER 1911, 1915; LEHMANN 1909, 1912, 1915, 1919; BÜNNING 1949; BÜNNING und MÜSSLE 1951; RUGE und LIEDTKE 1951; FEOFANOVA 1954), wurden die Kapseln im Jahre 1957 jeweils nach dem Datum der Selbstung, das sorgfältig protokolliert wurde, getrennt abgenommen und nur stets Samen gleichen Alters miteinander verglichen.

Die Samen — jeweils etwa 300 — wurden in Petrischalen (⌀ 4,5 cm) auf einer dreifachen Lage säurefreien Filtrierpapiers ausgelegt und mit abgekochtem Wasser befeuchtet. In einem Lichtthermostaten (Beleuchtung 300 Lux, Temperatur 24,5°C) wurden folgende Versuche durchgeführt: 2×10 Std-Versuch (die Schalen wurden am 1. und 2. Tag von 8.00—18.00 Uhr belichtet), 3×10 Std-Versuch, 4×10 Std-Versuch, Dauerlicht- (1×10 Std, dann Dauerlicht) und Dunkelversuch. Die Keimlinge wurden täglich ausgezählt, nach 10 Tagen wurde das Keimprozent errechnet. Das Auszählen der verdunkelten Samen geschah unter einer Cadmiumlampe von max. 40 Lux Beleuchtungsstärke in 20 cm Abstand. Bei Versuchsschluß wurden jeweils die tauben Samen bestimmt und deren Zahl von der Zahl der ausgelegten Samen abgezogen, um einen Unsicherheitsfaktor bei der Bestimmung des Keimprozents auszuschalten.

Aus dem Keimprozent wurde nun die Lichtabhängigkeit berechnet, z. B. die Lichtabhängigkeit im 2×10 Std-Versuch nach $\frac{\text{Keim-\% } 2\times10 \text{ Std} \times 100}{\text{Keim-\% Dauerlichtversuch}}$; entsprechend geschah die Berechnung für die anderen Versuchsanordnungen. Die so errechneten Werte wurden den Kurven zugrunde gelegt. Je kleiner sie sind, desto größer ist die Lichtabhängigkeit der Keimung.

Die statistische Sicherung geschah nach einer Methode, die Herr Priv. Dozent Dr. FRANZ WEVER (Mathematisches Institut der Universität) empfahl und die sich bei LINDER (1951) findet:

$$s^2 = \frac{1}{N-1}\left(S_{i=1}^{N} x_i^2 - \bar{x}\, S_{i=1}^{N} x_i\right), \text{ daraus nun:}$$

$$t = \frac{(\bar{x}-\mu)\sqrt{N}}{s}; \text{ da bei uns } \mu \text{ (theoretischer Unterschied)} = 0, \text{ gilt: } t = \frac{\bar{x}\sqrt{N}}{s}.$$

(x_i = Differenz zweier Kurvenpunkte, $\bar{x}$ = Mittelwert aller x_i, N = Anzahl der Versuche.) Für jeden Freiheitsgrad ($N-1$) ist jedem t ein P in den Stufen 0,05; 0,01 und 0,001 zugeordnet. Je kleiner P, desto besser ist die Sicherung.

III. Die Reihenfolge der Komplexe bezüglich der Lichtabhängigkeit

Nachdem SCHWEMMLE für die Lichtabhängigkeit in den Dunkelversuchen die Reihenfolge I—v—B—*l* fand und SCHNEIDER (1958) für die 2 × 10 Std-Versuche die davon abweichende Folge I—B—v—*l*, erschien es notwendig, diese Frage an Hand des hier zur Verfügung stehenden Samenmaterials zu überprüfen, um auf dieser Grundlage aufzubauen. Für diese Versuche wurden stets Formen mit *Berteriana*-Plasma und -Plastiden gewählt, da vor allem der *l*- und auch der B-Komplex durch *odorata*-Plasma und -Plastiden irgendwie verändert wird, wie später noch dargelegt werden wird, während die Änderung des v- und I-Komplexes durch *Berteriana*-Plasma und -Plastiden nicht so stark ist. Außer-

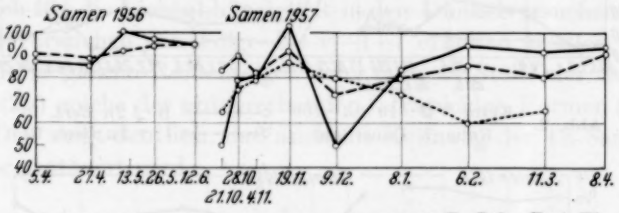

Abb. 1. $\frac{\text{Keim-\% } 2 \times 10 \text{ Std} \cdot 100}{\text{Keim-\% Dauerlicht}}$ ○——○ B · I 2n *Berl.* Pl. ○– – –○ v · I 2n *Berl.* Pl. ○·····○ I · I 2n *Berl.* Pl.

dem wurde diese Wahl auch getroffen, weil die verschiedenen I · I nur mit *Berteriana*-Plasma und -Plastiden lebensfähig sind.

Verglichen werden zunächst die Samen der B · I 2n, v · I 2n und I · I 2n in Hinblick auf ihre Lichtabhängigkeit in den 2 × 10 Std-Versuchen. Gemeinsam ist diesen Formen der I-Komplex, Unterschiede in den Lichtabhängigkeitskurven (Abb. 1) zeigen also die unterschiedliche Wirkung der antagonistischen Komplexe auf die Lichtabhängigkeit der Keimung an. Für die Samen von 1956 liegt die Kurve der B · I 2n-Samen in den ersten beiden Versuchen zunächst unter der der v · I 2n-Samen, erhebt sich im nächsten Versuch (13. 5. 57) deutlich darüber und sinkt auch in den nächsten beiden nicht mehr darunter, wenn die Unterschiede auch recht gering sind. Auch die Ergebnisse mit Samen von 1957 bringen anfänglich keine Klarheit, zumal die Kurve für die B · I-Samen am 21. 10 und 9. 12. ein außergewöhnliches Minimum aufweist. Ab 8. 1. sind aber die B · I 2n-Samen deutlich weniger lichtabhängig als die v · I 2n-Samen. Dieses Ergebnis ist auch, wenn wir die 5 Versuche vom 21. 10 bis 9. 12. wegen der abnormen Kurvenpunkte für die B · I 2n-Samen nicht berücksichtigen, mit $P = 0{,}05$ statistisch gesichert.

Betrachten wir nun die Lichtabhängigkeit der I · I-Samen im Vergleich zu denen der B · I 2n und v · I 2n. 1956 wurden nur Samen aus Freibestäubungen geerntet. Sie reichten zu nur 4 Versuchen. Es ergab

sich dafür die Reihenfolge B · I 2n—v · I 2n—I · I 2n; die I · I-Samen waren also am stärksten lichtabhängig. Die statistische Sicherung ergab ein P zwischen 0,05 und 0,01. (Die Belege hier anzuführen lohnt nicht.) Auch in den Versuchen mit Samen aus Selbstungen des Jahres 1957 (Abb. 1) sind die Samen der I · I 2n mit nur zwei Ausnahmen lichtabhängiger als die Samen von B · I 2n und v · I 2n (statistisch gesichert mit $P = 0{,}05$). Wir dürfen auf Grund dieser Befunde die Reihenfolge B—v—I annehmen. Es wurden auch noch die Samen von B · l 2n

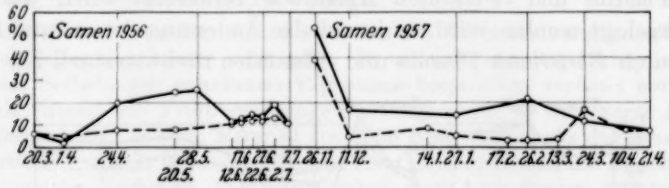

Abb. 2. $\frac{\text{Keim-\% } 2 \times 10 \text{ Std} \cdot 100}{\text{Keim-\% Dauerlicht}}$ ○——○ B · l 2n *Bert.* Pl. ○– – –○ l · v 2n *Bert.* Pl.

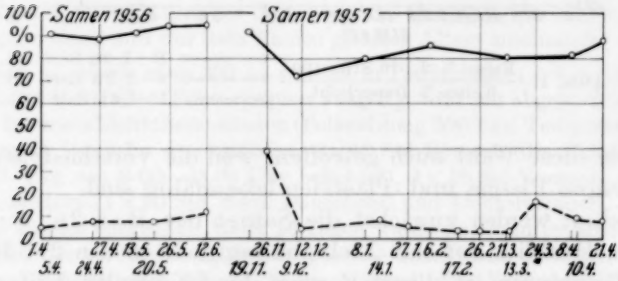

Abb. 3. $\frac{\text{Keim-\% } 2 \times 10 \text{ Std} \cdot 100}{\text{Keim-\% Dauerlicht}}$ ○——○ v · I 2n *Bert.* Pl. ○– – –○ l · v 2n *Bert.* Pl.

und l · v 2n hinsichtlich der Lichtabhängigkeit in den 2 × 10 Std-Versuchen miteinander verglichen (Abb. 2). Die Kurven für das Material von 1956 zeigen nur am 24. 4., 20. 5. und 28. 5. 57 eine deutlich geringere Lichtabhängigkeit der B · l-Samen. Ein klares Bild dagegen ergeben die Versuche mit Samen von 1957. Hier sind die l · v-Samen fast durchwegs lichtabhängiger als die B · l-Samen, was durch den v-Komplex bedingt ist. Dieser ist demzufolge in der Reihe zunehmender Lichtabhängigkeit nach dem B-Komplex einzuordnen. Statistisch ist das Ergebnis mit $P = 0{,}01$ gesichert.

Nachdem die bis jetzt besprochenen Versuche eine Steigerung der Lichtabhängigkeit in der Reihenfolge B—v—I zeigen, bleibt noch die Stellung des l-Komplexes zu klären. Dazu werden die Samen von v · I 2n und l · v 2n miteinander verglichen, die den v-Komplex gemeinsam haben. Die Kurven der Abb. 3 für die Lichtabhängigkeit bei den 2 × 10 Std-Versuchen zeigen eindeutig, daß die l · v-Samen viel licht-

abhängiger sind als die v · I-Samen (statistisch gesichert mit $P = 0{,}001$). Der *l*-Komplex bedingt also stärkere Lichtabhängigkeit als der I-Komplex. Wir haben demzufolge die Reihenfolge zunehmender Lichtabhängigkeit B—v—I—*l*. Für den Keimverlauf hat SCHWEMMLE die gleiche Anordnung gefunden. Eine Erklärungsmöglichkeit, warum sie mit den von SCHWEMMLE und SCHNEIDER ermittelten Folgen für die Lichtabhängigkeit nicht in Einklang steht, ist wohl darin zu suchen, daß von ihnen andere Formen, z. T. auch solche mit *odorata*-Plasma und -Plastiden, verwendet wurden. Offenbar spielt der antagonistische Komplex eine nicht zu unterschätzende Rolle.

Unter teilweiser Zuhilfenahme von Samen aus Freibestäubungen konnte auch für die Lichtabhängigkeit in den Dunkelversuchen und den 4×10 Std-Versuchen die Folge B—v—I—*l* erhalten werden. Ebenso ergibt sich die gleiche Reihenfolge, wenn man an Stelle der Samen der diploiden (2n) solche der entsprechenden tetraploiden Formen (4n) verwendet. Dies zeigt deutlich, daß auch die Keimung der 4n-Samen vom Genom her gesteuert wird.

IV. Der Vergleich der diploiden mit den entsprechenden tetraploiden Samen in Hinblick auf die Lichtabhängigkeit der Keimung

1. Die Versuche mit den Samen der verschiedenen B · l

Die B · *l* 2n und B · *l* 4n haben durchweg *Berteriana*-Plastiden; nur mit diesen sind sie lebensfähig (SCHWEMMLE 1938). Hinsichtlich des Plasmas können sie sich unterscheiden. Die B · *l* 4n wie auch die später zu behandelnden Tetraploiden wurden vor Jahren von SCHWEMMLE durch Behandlung von Keimlingen mit Colchicin hergestellt. Die in den folgenden Abstammungsübersichten angegebenen Zahlen sind die Protokollnummern; die letzten beiden Ziffern bezeichnen das Jahr der Aufzucht. (P vor der Protokollnummer bedeutet: Samenverzeichnis PÜTTERICH, R bedeutet: Samenverzeichnis Dr. RICHTER, die übrigen Nummern sind dem Samenverzeichnis Prof. SCHWEMMLEs entnommen.)

Für die Versuche wurden Samen folgender Formen, deren Abstammung hier kurz skizziert wird, verwendet:

B · l_T *Bert.* Pl. ursprüngliche Form, seit 1925 laufend geselbstet (0156; 0157)

B · l_T 4n *Bert.* Pl.: B · l_T 2n *Bert.* Pl.
laufend geselbstet
B · l_T 2n *Bert.* Pl. F 11
Colchicinbehandlung
B · l_T 4n *Bert.* Pl.
laufend geselbstet
4856 B · l_T 4n *Bert.* Pl. F 7
P 0157 B · l_T 4n *Bert.* Pl. F 8

B · l_T 2n *od.* Pl.:
l · v F 13 *od.* Pl. × B · l_T
B · l_T 2n *od.* Pl.
laufend geselbstet
0356 B · l_T 2n *od.* Pl. F 7
0557 B · l_T 2n *od.* Pl. F 8

B · l_T 2n *od.* Pl.:
l · v F 4 *od.* Pl. × B · l_T
B · l_T 2n *od.* Pl.
laufend geselbstet
0657 B · l_T 2n *od.* Pl. F 18

B · l_T 4n *od.* Pl.:
l · v F 4 *od.* Pl. × B · l_T
B · l_T 2n *od.* Pl.
laufend geselbstet
B · l_T 2n *od.* Pl. F 8
Colchicinbehandlung
B · l_T 4n *od.* Pl.
laufend geselbstet
4956 B · l_T 4n *od.* Pl. F 7
P 0257 B · l_T 4n *od.* Pl. F 8

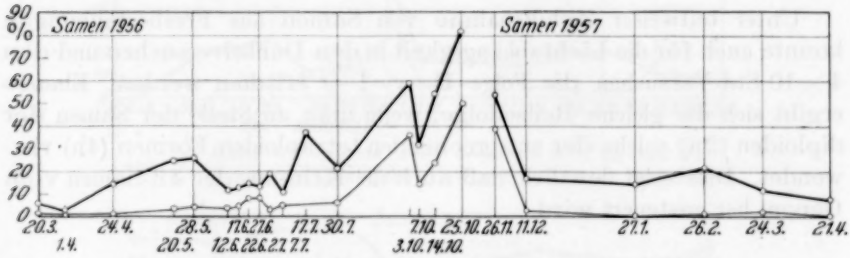

Abb. 4. $\frac{\text{Keim-\% } 2 \times 10 \text{ Std} \cdot 100}{\text{Keim-\% Dauerlicht}}$ ○——○ B · l 2n *Bert.* Pl. ○——○ B · l 2n *od.* Pl.

Es ergibt sich nun, um einen konkreten Fall herauszugreifen, beispielsweise bei den B · l-Samen die Tatsache, daß bei den Formen mit *Bert.* Pl. die Samen der Diploiden, bei den Formen mit *od.* Pl. die der Tetraploiden besser keimen. Es ist folglich notwendig, zunächst an Hand der diploiden Samen die Wirkung des Plasmas und der Plastiden zu ermitteln und dadurch den Grund für den eigentlich bezweckten Vergleich der 2n- mit den 4n-Samen zu legen. Die Ermittlung der Plasma- und Plastidenwirkung ist also nur eine notwendige Voraussetzung für die Erörterung des Hauptproblems dieser Arbeit, den Vergleich zwischen diploiden und tetraploiden Samen.

Zunächst soll die Keimung der B · l 2n *Bert.* Pl.-Samen mit derjenigen der B · l 2n *od.* Pl.-Samen verglichen werden. Die Lichtabhängigkeit in den 2 × 10 Std-Versuchen zeigt Abb. 4. Abb. 5 zeigt die der 4 × 10 Std-Versuche. Beide Kurvenpaare zeigen deutlich, daß die Samen der B · l 2n *Bert.* Pl. weniger lichtabhängig sind als die der B · l 2n *od.* Pl. (0356/0557). Die statistische Sicherung ergibt in beiden Fällen ein $P = 0{,}001$. Auffallenderweise ist der Unterschied viel größer als bei SCHNEIDER (1958). Offenbar wird der l-Komplex durch längeres Verweilen in der Umgebung von *od.* Pl. *od.* Plstd. (er befand sich in der l · v *od.* Pl., von der die vorliegende B · l 2n *od.* Pl. abzuleiten ist, 13 Generationen mit *od.* Pl. *od.* Plstd. zusammen) so verändert, daß er eine stärkere Lichtabhängigkeit bedingt als zusammen mit *Berteriana*-Plasma

und -Plastiden. Von dieser Ansicht, die auch SCHNEIDER äußert, wird nochmals zu sprechen sein.

Nun betrachten wir die Lichtabhängigkeit der Samen von B · *l* 2n *Bert.* Pl. und B · *l* 4n *Bert.* Pl. In insgesamt 17 Versuchen zeigt sich

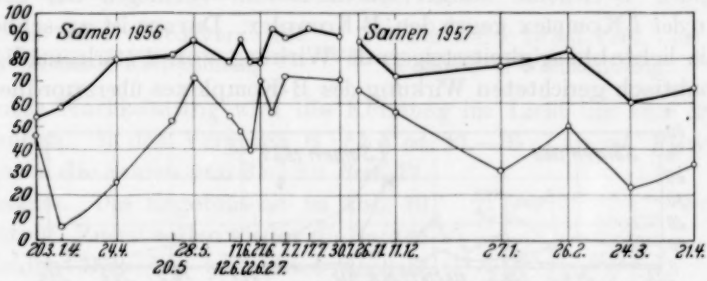

Abb. 5. $\frac{\text{Keim-\% 4} \times \text{10 Std} \cdot 100}{\text{Keim-\% Dauerlicht}}$ o——o B · *l* 2n *Bert.* Pl. o——o B · *l* 2n *od.* Pl.

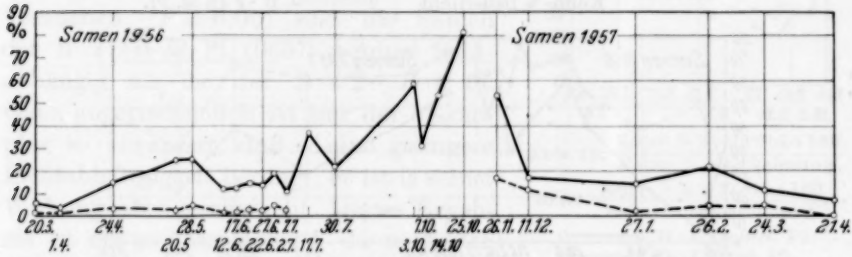

Abb. 6. $\frac{\text{Keim-\% 2} \times \text{10 Std} \cdot 100}{\text{Keim-\% Dauerlicht}}$ o——o B · *l* 2n *Bert.* Pl. o–·–·–o B · *l* 4n *Bert.* Pl.

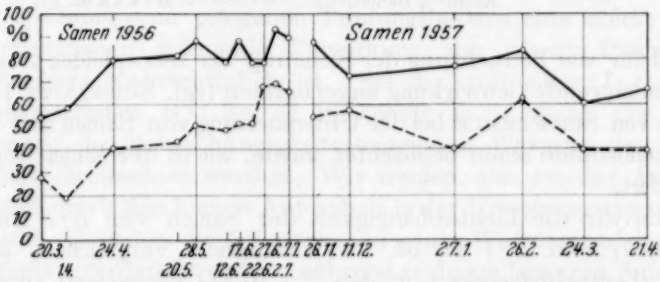

Abb. 7. $\frac{\text{Keim-\% 4} \times \text{10 Std} \cdot 100}{\text{Keim-\% Dauerlicht}}$ o——o B · *l* 2n *Bert.* Pl. o– – –o B · *l* 4n *Bert.* Pl.

hier sowohl in den 2×10 Std-Versuchen (Abb. 6, $P = 0{,}001$) als auch in den 4×10 Std-Versuchen (Abb. 7, $P = 0{,}001$) eine stärkere Lichtabhängigkeit der Samen von B · *l* 4n *Bert.* Pl. Gehen wir für eine Erklärung hierfür von folgender Vorstellung aus: Die Lichtabhängigkeit der Keimung der B · *l* 2n-Samen ist eine Resultante der Wirkung des *l*-Komplexes und der des B-Komplexes. Der *l*-Komplex bedingt eine starke

Lichtabhängigkeit, während für den B-Komplex (der in der Komplexreihenfolge an 1. Stelle steht) eine lichtabhängigkeitssenkende Wirkung angenommen wird. Die stärkere Lichtabhängigkeit der B · *l* 4n *Bert.* Pl.-Samen ist nun sicher eine Wirkung der beiden *l*-Genome, die sich gegen die beiden B-Genome stärker durchzusetzen vermögen als bei der B · *l* 2n der *l*-Komplex gegen den B-Komplex. Daraus ist zu schließen, daß die lichtabhängigkeitssteigernde Wirkung von *l* stärkemäßig der antagonistisch gerichteten Wirkung des B-Komplexes überzuordnen ist.

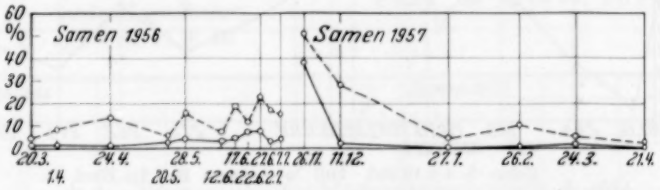

Abb. 8. $\frac{\text{Keim-\% 2} \times \text{10 Std} \cdot \text{100}}{\text{Keim-\% Dauerlicht}}$ o——o B · *l* 2n *od.* Pl. o- - - -o B · *l* 4n *od.* Pl.

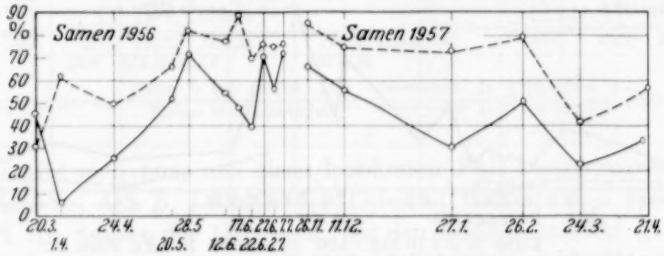

Abb. 9. $\frac{\text{Keim-\% 4} \times \text{10 Std} \cdot \text{100}}{\text{Keim-\% Dauerlicht}}$ o——o B · *l* 2n *od.* Pl. o- - - -o B · *l* 4n *od.* Pl.

Es wird für die Betrachtung der Keimung der tetraploiden Samen also eine summierende Genwirkung angenommen (vgl. SCHWANITZ 1957), die ja auch von SCHWEMMLE bei der Untersuchung von Samen mit 1, 2 oder 3 *l*-Chromosomen schon beobachtet wurde, wie in der Einleitung bereits geschildert.

Wenn wir die Lichtabhängigkeit der Samen von B · *l* 2n *od.* Pl. (0356/0557) und B · *l* 4n *od.* Pl. miteinander vergleichen, so zeigen Abb. 8 (Lichtabhängigkeit in den 2 × 10 Std-Versuchen) und Abb. 9 (Lichtabhängigkeit in den 4 × 10 Std-Versuchen) eine geringere Lichtabhängigkeit der B · *l* 4n *od.* Pl.-Samen. Statistisch ist dieses Ergebnis mit $P = 0{,}001$ für beide Abbildungen gesichert. Allerdings sind nun diese beiden Formen schlecht miteinander vergleichbar, da sich nach der oben angeführten Abstammung die B · *l* 4n *od.* Pl. von einer *l* · v *od.* Pl. F 4 ableitet, die in den Abb. 8 und 9 verwendete B · *l* 2n *od.* Pl. (0356/0557) aber von einer *l* · v *od.* Pl. F 13. Deshalb wurden später noch Versuche mit einer direkt vergleichbaren B · *l* 2n *od.* Pl. (0657)

angestellt, die sich ebenfalls von einer $l \cdot$ v *od.* Pl. F 4 ableitet, deren *l*-Komplex also ebenso wie bei der B · *l* 4n *od.* Pl. 4 Generationen mit *od.* Pl. *od.* Plstd. zusammen war. Die Lichtabhängigkeit wurde bei diesen Versuchen, die im Rahmen von Untersuchungen Prof. SCHWEMMLES durchgeführt wurden, errechnet nach:

$$\frac{\text{Keim-\% } 3 \times 10 \text{ Std-Vers.} \cdot 100}{\text{Keim-\% Nachkeimung}} \text{ bzw. } \frac{\text{Keim-\% } 2 \times 10 \text{ Std-Vers.} \cdot 100}{\text{Keim-\% Nachkeimung}}.$$

Unter Nachkeimung wird die Keimung im Licht bis zum 20. Tag verstanden. In den Vergleich B · *l* 2n *od.* Pl.—B · *l* 4n *od.* Pl. wurden auch noch die Samen von B · *l* 2n *Bert.* Pl. einbezogen. Das Ergebnis ist in Abb. 10 dargestellt. Zuerst sollen wieder die Samen der beiden Diploiden betrachtet werden. Sowohl in den 2 × 10 Std-Versuchen ($P = 0{,}01$) als auch in den 3 × 10 Std-Versuchen ($P = 0{,}05$) sind die Samen der B · *l* 2n *od.* Pl. (0657) weniger lichtabhängig als die der B · *l* 2n *Bert.* Pl. Ganz augenscheinlich ist hier der *l*-Komplex so verändert, daß er eine geringere Lichtabhängigkeit bedingt; er ist in seiner Wirkung also geschwächt. Dieses Ergebnis ist etwas überraschend, da nach den bisherigen Untersuchungen SCHWEMMLES (1941, 1944) über die Inaktivierung des auf dem l_2-Chromosom gelegenen Tupfungsfaktors eine solche durch nur 4 Generationen währende Einwirkung von *odorata*-Plasma und -Plastiden nicht wahrscheinlich ist. Bei der von einer $l \cdot$ v *od.* Pl. F 13 abstammenden B · *l* 2n *od.* Pl. konnte ja (s. oben) eine solche Inaktivierung der lichtabhängigkeitssteigernden Wirkung des *l*-Komplexes nicht beobachtet werden. Wir werden also zu der Annahme geführt, daß durch den kurzen Aufenthalt in der Umgebung von *odorata*-Plasma und -Plastiden der *l*-Komplex in seiner Wirkung auf die Lichtabhängigkeit unterdrückt wurde, während er durch längeren Aufenthalt so verändert wird, daß er eine stärkere Lichtabhängigkeit bedingt. An geeignetem Material wurde eine Inaktivierung des *l*-Komplexes hinsichtlich seiner Wirkung auf die Lichtabhängigkeit der Keimung auch von SCHNEIDER (1958) beobachtet.

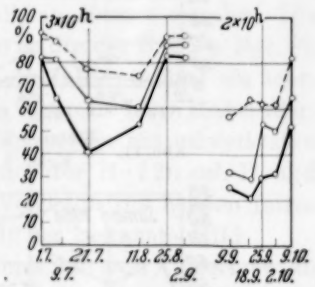

Abb. 10. Keim-% 3 × 10 Std · 100 / Keim-% Nachkeimung bzw. Keim-% 2 × 10 Std · 100 / Keim-% Nachkeimung
o——o B · *l* 2n *Bert.* Pl.
o——o B · *l* 2n *od.* Pl.
o- - - -o B · *l* 4n *od.* Pl.

Darauf aufbauend läßt sich nun leicht eine Erklärung für das Keimverhalten der Samen von B · *l* 4n *od.* Pl. finden. Gemäß Abb. 10 sind die Samen von B · *l* 4n *od.* Pl. sowohl in den 2 × 10 Std-Versuchen (statistisch gesichert mit $P = 0{,}01$) als auch in den 3 × 10 Std-Versuchen

(statistisch gesichert mit $P = 0{,}01$) weniger lichtabhängig als die der B · *l* 2n *od.* Pl. Sie verhalten sich also gerade umgekehrt wie die B · *l*-Samen mit *Berteriana*-Plasma. Dies läßt sich nach den Ergebnissen bei den Diploiden leicht in der Weise deuten, daß bei der B · *l od.* Pl. der *l*-Komplex in seiner Wirkung auf die Lichtabhängigkeit geschwächt ist. Seine Wirkung ist nun schwächer als die antagonistisch gerichtete des B-Komplexes, so daß bei verdoppeltem Genom eine geringere Lichtabhängigkeit der tetraploiden Samen resultiert.

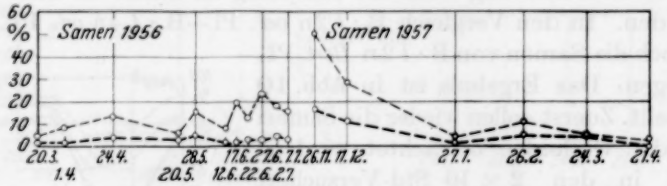

Abb. 11. $\frac{\text{Keim-\% } 2 \times 10 \text{ Std} \cdot 100}{\text{Keim-\% Dauerlicht}}$ ○——○ B · *l* 4n *Bert.* Pl. ○- - -○ B · *l* 4n *od.* Pl.

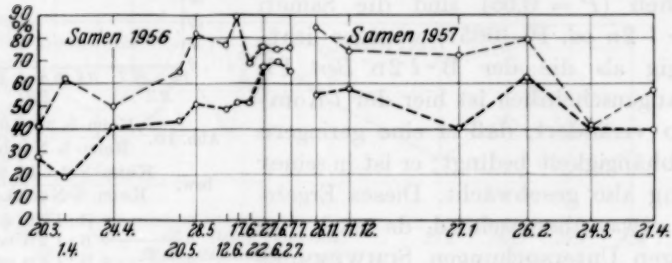

Abb. 12. $\frac{\text{Keim-\% } 4 \times 10 \text{ Std} \cdot 100}{\text{Keim-\% Dauerlicht}}$ ○——○ B · *l* 4n *Bert.* Pl. ○- - -○ B · *l* 4n *od.* Pl.

In diese angeführte Erklärung für die Keimung der Samen der B · *l* *od.* Pl. fügt sich auch gut das Ergebnis des Vergleichs der beiden B · *l* 4n-Samen ein. In den 2 × 10 Std-Versuchen (Abb. 11) und in den 4 × 10 Std-Versuchen (Abb. 12) sind die Samen der B · *l* 4n *Bert.* Pl. stärker lichtabhängig als die der B · *l* 4n *od.* Pl. (statistisch gesichert mit $P = 0{,}001$ in beiden Abbildungen). Sie zeigen also das analoge Verhalten wie die beiden Diploiden in der Abb. 10.

Da sich gerade bei den Samen der verschiedenen B · *l* ein recht klarer Unterschied in der Lichtabhängigkeit der Keimung abzeichnet, schienen sie das gegebene Material, um den Einfluß der Samenschale auf die Keimung dieser Oenotheren zu prüfen. GASSNER (1910, 1911, 1915) fand bei *Chloris ciliata* und PAECH (1952/53) bei *Lythrum salicaria* eine entscheidende Wirkung der Samenschale auf die Lichtabhängigkeit. AXENTJEW (1930) prüfte eine große Anzahl von Samen und Früchten auf ihre Keimung nach Verletzen der Schale, unter anderem auch Samen von *Oenothera biennis*, und fand, daß die Keimung von gestochenen und abgeriebenen Oenotherensamen gegenüber dem Kontrollversuch sowohl

im Licht als auch im Dunkeln gefördert war, doch war auch bei diesen verletzten Samen noch eine Lichtabhängigkeit feststellbar.

Die Samen der 4 B · *l*-Formen (nicht 0657) wurden nun in trockenem Zustand mit einem Zahnbohrer angebohrt bzw. abgeschliffen und vor dem Auslegen unter einem Binokular kontrolliert, um total beschädigte Samen auszuschließen. Es zeigte sich nun unter allen Versuchsbedingungen eine Erhöhung des Keimprozents dieser verletzten Samen gegenüber der Kontrolle, da die Samenschale sicherlich eine gewisse Barriere darstellt. Die Abb. 13 zeigt uns nun die Lichtabhängigkeit in den 2 × 10 Std-Versuchen. Wie wir erkennen, ist das Bild ungefähr das gleiche, wie es die Versuche mit unbeschädigten Samen ergeben. Die Samen der B · *l* 2n *od.* Pl. sind lichtabhängiger als die der B · *l* 2n *Bert.* Pl. Die B · *l* 4n *Bert.* Pl.-Samen erweisen sich ebenfalls zweimal als lichtabhängiger als die der B · *l* 2n *Bert.* Pl.; zwei Versuche fallen dabei allerdings heraus. Ebenso deutlich wie in den Versuchen mit unverletzten Samen ist der Unterschied zwischen den Samen der B · *l* 2n *od.* Pl. und denen der B · *l* 4n *od.* Pl., und auch beim Vergleich der beiden Tetraploiden zeigt sich das von den Abb. 11 und 12 her bekannte Bild.

Es wird also im Prinzip das gleiche Ergebnis wie von Axentjew an *Oenothera biennis* gefunden. Wir können sagen, daß sicherlich die Samenschale ein gewisses Hindernis für die Keimung darstellt, daß aber die Lichtabhängigkeit durch die genetische Konstitution des Embryos allein bedingt wird. In die gleiche Richtung weisen einige Versuche, die mit verletzten *l* · v-Samen durchgeführt wurden.

2. *Die Versuche mit den Samen der verschiedenen l · v*

Für die Versuche wurden Samen folgender Formen verwendet:

l · v 2n *Bert.* Pl. *Bert.* Plstd.:

B · l_T × v · I
l · v 2n *Bert.* Pl.
laufend geselbstet
1756 *l* · v 2n *Bert.* Pl. F 21
1557 *l* · v 2n *Bert.* Pl. F 22

l · v 2n *od.* Pl. *od.* Plstd.:

v · I × B · l_T
l · v 2n *od.* Pl.
laufend geselbstet
1856 *l* · v 2n *od.* Pl. F 22
1657 *l* · v 2n *od.* Pl. F 23

l · v 4n *Bert.* Pl. *Bert.* Plstd.:

B · l_T × v · I
l · v 2n *Bert.* Pl.
laufend geselbstet
l · v 2n *Bert.* Pl. F 13
Colchicinbehandlung
l · v 4n *Bert.* Pl.
laufend geselbstet
5256 *l* · v 4n *Bert.* Pl. F 6
P 0957 *l* · v 4n *Bert.* Pl. F 7

l · v 4n *od.* Pl. *od.* Plstd.:

v · I × B · l_T
l · v 2n *od.* Pl.
laufend geselbstet
l · v 2n *od.* Pl. F 13
Colchicinbehandlung
l · v 4n *od.* Pl.
laufend geselbstet
5356 *l* · v 4n *od.* Pl. F 5
P 1057 *l* · v 4n *od.* Pl. F 6

Ein Vergleich der hier nicht dargestellten Lichtabhängigkeit in den 2×10 Std- und 4×10 Std-Versuchen ergibt keine eindeutigen Unterschiede zwischen den Samen der verschiedenen $l \cdot$ v-Formen, die durchweg schlecht keimen. Die ermittelten Werte liegen recht nahe beisammen, und die hierfür gezeichneten Kurven zeigen laufend Überschneidungen. Es lohnt sich nicht, sie hier wiederzugeben.

Eine klare Differenz zeigen dagegen die verschiedenen $l \cdot$ v-Samen im absoluten Keimprozent des Dauerlichtversuchs. Daß dies auch als Maß für die Lichtabhängigkeit gewertet werden kann, läßt sich aus Folgendem erschließen: Es wurden Versuche mit einer Beleuchtungsstärke von 2000 Lux angestellt (wobei das Keim-% erhöht wurde) und die Lichtabhängigkeit nach

$$\frac{\text{Keim-\% Dauerlichtvers. 300 L} \cdot 100}{\text{Keim-\% Dauerlichtvers. 2000 L}}$$

errechnet. Das Ergebnis findet sich in Abb. 14 dargestellt. Demgemäß ist $l \cdot$ v 2n *od.* Pl. stärker lichtabhängig als $l \cdot$ v 2n *Bert.* Pl. Sowohl bei $l \cdot$ v *Bert.* Pl. als auch bei $l \cdot$ v *od.* Pl. zeigen die tetraploiden Samen eine stärkere Lichtabhängigkeit der Keimung. Die Tetraploiden verhalten sich zueinander wie die beiden Diploiden. Diese Ergebnisse können wegen der geringen Versuchszahl natürlich nicht für sich sprechen; doch gewinnen sie Bedeutung, wenn man sieht, daß sich im Dauerlichtversuch bei 300 Lux die gleichen Befunde ergeben. Daraus und aus der Tatsache, daß die $l \cdot$ v-Samen durch höhere Lichtintensität in ihrer Keimung noch gefördert werden, der Dauerlichtversuch bei 300 Lux also noch keine optimale Keimung liefert, kann geschlossen werden, daß man das absolute Keim-% im Dauerlichtversuch auch als Maß für die Lichtabhängigkeit der Keimung der einzelnen $l \cdot$ v-Samen werten kann. Sicher werden diejenigen Samen das höchste Keimprozent zeigen, die am wenigsten Licht benötigen, also am wenigsten lichtabhängig sind.

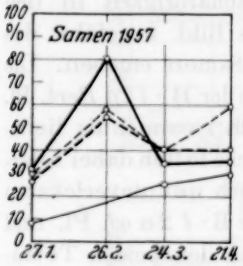

Abb. 13

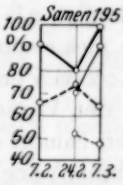

Abb. 14

Abb. 13. $\frac{\text{Keim-\% } 2 \times 10 \text{ Std} \cdot 100}{\text{Keim-\% Dauerlicht}}$

o——o B · *l* 2n *Bert.* Pl.
o– – –o B · *l* 4n *Bert.* Pl.
o——o B · *l* 2n *od.* Pl.
o– – –o B · *l* 4n *od.* Pl.

Abb. 14. $\frac{\text{Keim-\% Dauerlicht 300 L} \cdot 100}{\text{Keim-\% Dauerlicht 2000 L}}$

o——o $l \cdot$ v 2n *Bert.* Pl.
o– – –o $l \cdot$ v 4n *Bert.* Pl.
o——o $l \cdot$ v 2n *od.* Pl.
o– – –o $l \cdot$ v 4n *od.* Pl.

Es werden nun zunächst die Samen von $l \cdot$ v 2n *Bert.* Pl. und die von $l \cdot$ v 2n *od.* Pl. im Hinblick auf das Keimprozent im Dauerlichtversuch bei 300 Lux verglichen, um eine Grundlage für den Vergleich der diploiden mit den tetraploiden Samen zu gewinnen. Der Abb. 15 zufolge keimen die Samen der $l \cdot$ v 2n *od* Pl. wesentlich schlechter als die der $l \cdot$ v 2n *Bert.* Pl., sie sind also stärker lichtabhängig (statistisch

gesichert mit $P = 0{,}001$). Eine Inaktivierung des *l*-Komplexes durch *odorata*-Plasma und -Plastiden hinsichtlich der Lichtabhängigkeit der Keimung ist also nicht zu beobachten; im Gegenteil scheint er so verändert zu sein, daß er eine stärkere Lichtabhängigkeit bedingt. Zum gleichen Ergebnis gelangte auch SCHNEIDER (1958); entsprechendes war ja auch bei den B · *l*-Samen zu beobachten. Darüber hinaus wird später

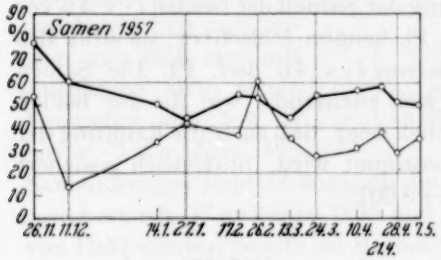

Abb. 15

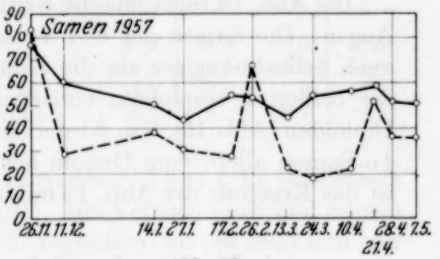

Abb. 16

Abb. 15. Dauerlichtversuch. o——o *l* · v 2n *Bert.* Pl., o– – –o *l* · v 2n *od.* Pl.
Abb. 16. Dauerlichtversuch. o——o *l* · v 2n *Bert.* Pl., o– – –o *l* · v 4n *Bert.* Pl.

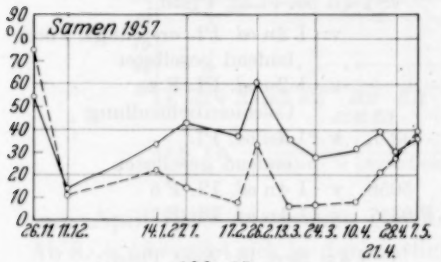

Abb. 17

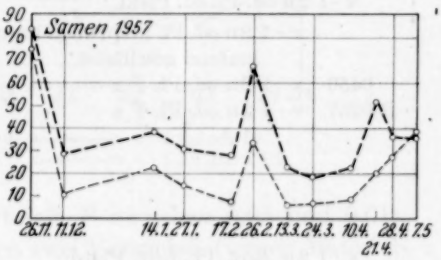

Abb. 18

Abb. 17. Dauerlichtversuch. o——o *l* · v 2n *od.* Pl., o– – –o *l* · v 4n *od.* Pl.
Abb. 18. Dauerlichtversuch. o– – –o *l* · v 4n *Bert.* Pl., o– – –o *l* · v 4n *od.* Pl.

noch bei den Samen der v · I zu sehen sein, daß der v-Komplex zusammen mit *Berteriana*-Plasma und -Plastiden eine geringere Lichtabhängigkeit bedingt als zusammen mit *odorata*-Plasma und -Plastiden. Deshalb keimen die *l* · v 2n *od.* Pl.-Samen schlechter.

In der Abb. 16 werden nun die Samen der *l* · v 2n *Bert* Pl. und die der *l* · v 4n *Bert.* Pl. in ihrer Keimung verglichen. Die Samen der *l* · v 4n *Bert.* Pl. keimen deutlich schlechter (statistisch gesichert mit *P* zwischen 0,01 und 0,001). Dies ist zweifellos als Wirkung des verdoppelten *l*-Komplexes zu deuten, der sich gegenüber den verdoppelten, antagonistisch wirkenden v-Genomen mit seiner starken lichtabhängigkeitssteigernden Wirkung durchsetzt.

Betrachten wir nun die Samen von *l* · v 2n *od.* Pl. und die von *l* · v 4n *od.* Pl. (Abb. 17), so keimen wieder die tetraploiden Samen schlechter (statistisch gesichert mit *P* zwischen 0,05 und 0,01). Wie der

Vergleich der Diploiden zeigte, ist der *l*-Komplex hier mit *odorata*-Plasma und -Plastiden in seiner lichtabhängigkeitssteigernden Wirkung bestärkt. Sein Einfluß ist stärker als der entgegengesetzt gerichtete des v-Komplexes, so daß bei Verdoppelung des Genoms daraus ebenfalls eine schlechtere Keimung bzw. stärkere Lichtabhängigkeit der tetraploiden Samen resultiert.

Die Abb. 18 führt uns die Keimung der Samen der beiden $l \cdot$ v 4n vor Augen. Die Samen der $l \cdot$ v 4n *od.* Pl. keimen schlechter; sie sind also auch lichtabhängiger als die Samen von $l \cdot$ v 4n *Bert.* Pl. Die Samen der beiden Tetraploiden verhalten sich zueinander wie die der beiden Diploiden (Abb. 15), was wieder deutlich zeigt, daß auch die Keimung der 4n-Samen allein vom Genom her bestimmt wird. Statistisch gesichert ist das Ergebnis der Abb. 18 mit $P = 0{,}001$.

3. Die Versuche mit den Samen der verschiedenen v · I

Es wurden Samen folgender Formen verwendet:

v · I 2n *od.* Pl. *od.* Plstd.:

v · I 2n *od.* Pl. ursprüngl. Form
laufend geselbstet
0456 v · I 2n *od.* Pl. F x
R 0257 v · I 2n *od.* Pl. F x

v · I 4n *od.* Pl. *od.* Plstd.:

v · I 2n *od.* Pl. ursprüngl. Form
laufend geselbstet
v · I 2n *od.* Pl. F x
Colchicinbehandlung
v · I 4n *od.* Pl.
laufend geselbstet
5056 v · I 4n *od.* Pl. F 6
P 0357 v · I 4n *od.* Pl. F 7

v · I 2n *Bert.* Pl. *Bert.* Plstd.:

$l \cdot$ v 2n *Bert.* Pl. F 1 × v · I
v · I 2n *Bert.* Pl.
laufend geselbstet
0556 v · I 2n *Bert.* Pl. F 4
1257 v · I 2n *Bert.* Pl. F 5

v · I 4n *Bert.* Pl. *Bert.* Plstd.:

$l \cdot$ I 2n *Bert.* Pl. F 1 × v · I
v · I 2n *Bert.* Pl.
laufend geselbstet
v · I 2n *Bert.* Pl. F 15
Colchicinbehandlung
v · I 4n *Bert.* Pl.
laufend geselbstet
5156 v · I 4n *Bert.* Pl. F 5
P 0457 v · I 4n *Bert.* Pl. F 6

Für die vier verschiedenen v · I-Formen wurden neben den 2 × 10 Std-Versuchen mit Samen aus Selbstungskapseln auch vier Dunkelversuche mit Samen aus Freibestäubungen durchgeführt. Die Berechnung der Lichtabhängigkeit wurde natürlich auf parallellaufende Dauerlichtversuche ebenfalls mit Samen aus Freibestäubungen bezogen. Das Ergebnis der Lichtabhängigkeit in diesen Dunkelversuchen soll in der Tabelle 1 zunächst wiedergegeben werden.

Lediglich als Vorarbeit und Grundlage für die Betrachtung der Keimung der 4n-Samen müssen wir wieder den Vergleich der Samen von

v · I 2n *od.* Pl. und v · I 2n *Bert.* Pl. vorwegnehmen. In den Dunkelversuchen ist gemäß Tabelle 1 kein Unterschied zwischen den beiden Samenarten in der Lichtabhängigkeit zu finden. Ein recht bemerkenswertes Ergebnis zeigt aber die Lichtabhängigkeit in den 2 × 10 Std-Versuchen (Abb. 19). In den Versuchen mit Samen von 1956 sind mit Ausnahme des ersten Versuches am 5. 4. 57 die v · I 2n *Bert.* Pl.-Samen weniger lichtabhängig als die Samen der v · I 2n *od.* Pl. (statistisch gesichert mit P zwischen 0,05 und 0,01). Die Versuche mit den Samen von 1957 wurden bereits im Herbst 1957 begonnen, und es zeigt sich hier zunächst eine stärkere Lichtabhängigkeit der v · I 2n *Bert.* Pl.-Samen bis

Tabelle 1

	7. 10. %	6. 2. %	11. 3. %	8. 4. %
v · I 2n *od.* Pl. . . .	35,3	38,8	57,9	42,8
v · I 4n *od.* Pl. . . .	19,3	29,5	34,0	55,9
v · I 2n *Bert.* Pl. . .	54,8	32,2	57,8	43,2
v · I 4n *Bert.* Pl. . .	36,2	8,2	29,1	19,2

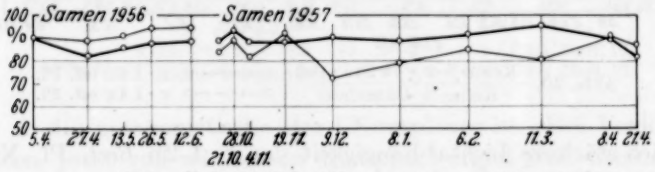

Abb. 19. $\frac{\text{Keim-\% } 2 \times 10 \text{ Std} \cdot 100}{\text{Keim-\% Dauerlicht}}$ o——o v · I 2n *od.* Pl. o——o v · I 2n *Bert.* Pl.

zum April 1958 (statistisch gesichert mit P zwischen 0,05 und 0,01). Ab 8. 4. 58 ergibt sich in den restlichen zwei Versuchen (wegen Materialmangels konnten keine weiteren Untersuchungen durchgeführt werden) wieder das Ergebnis des Vorjahres. Es liegt nun nahe, diese Erscheinungen als Nachreifevorgänge bzw. Folgen des Alterns der Samen anzusprechen, wobei dann das Ergebnis des 5. 4. 57 als Überkreuzungspunkt aufgefaßt werden müßte. Daß dies wirklich ein Überkreuzungspunkt ist, kann folgendermaßen bewiesen werden: Vor dem 5. 4. 57 wurden Versuche mit Samen aus Freibestäubungen durchgeführt. Die Lichtabhängigkeit in den 2 × 10 Std-Versuchen ist in Tabelle 2 angegeben.

Tabelle 2

	23. 1. %	6. 2. %	18. 2. %	11. 3. %	5. 4. %
v · I 2n *od.* Pl.	91,7	86,0	93,6	87,0	86,2
v · I 2n *Bert.* Pl. . . .	81,3	79,7	72,4	86,2	84,0

Es zeigt sich hier das gleiche Ergebnis wie im Herbst 1957 mit Samen von 1957: Die Samen der v · I 2n *Bert.* Pl. sind zunächst lichtabhängiger.

(Das Ergebnis der Tabelle 2 ist statistisch gesichert mit $P = 0{,}05$.) Vor April sind stets die Samen der v · I 2n *Bert.* Pl. lichtabhängiger, nachher die der v · I 2n *od.* Pl. Es sind also tatsächlich Nachreifevorgänge, die hier eine Rolle spielen und die etwa so zu erklären sind: Es wird angenommen, daß der v-Komplex seine Wirkung später entfaltet als der eine recht starke Lichtabhängigkeit bedingende I-Komplex. Dieser ist folglich zunächst hauptsächlich wirksam, wofür auch der später folgende Vergleich der Samen von v · I 2n und v · I 4n *od.* Pl. spricht. Außerdem scheint der I-Komplex durch das *Berteriana*-Plasma und -Plastiden so verändert zu sein, daß er eine stärkere Lichtabhängigkeit bedingt als zusammen mit *odorata*-Plasma und -Plastiden (auch SCHNEIDER 1958 fand dies, besonders für den Keimverlauf). Daraus folgt die

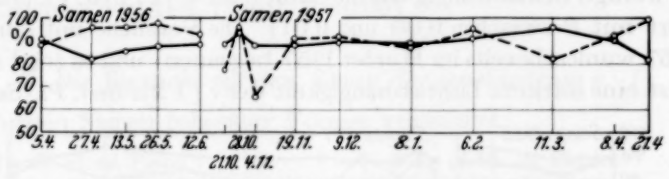

Abb. 20. $\frac{\text{Keim-\% } 2 \times 10 \text{ Std} \cdot 100}{\text{Keim-\% Dauerlicht}}$ ○——○ v · I 2n *od.* Pl. ○– – –○ v · I 4n *od.* Pl.

anfänglich stärkere Lichtabhängigkeit der v · I 2n *Bert.* Pl. Nun wird allmählich der antagonistische v-Komplex wirksam, der sich zusammen mit *Berteriana*-Plasma und -Plastiden so zu manifestieren scheint, daß er die Lichtabhängigkeit mehr verringert als zusammen mit *odorata*-Plasma und -Plastiden. Demzufolge erweisen sich die Samen von v · I 2n *Bert.* Pl. nun als weniger lichtabhängig als die von v · I 2n *od.* Pl. Dabei ist noch zu folgern, daß die Beeinflussung des v-Komplexes durch *Berteriana*-Plasma und -Plastiden der des I-Komplexes überzuordnen ist, denn anders wäre die „Überholung" der Kurve der v · I 2n *od.* Pl.-Samen nicht zu deuten. Abzulehnen ist auf Grund dieser Überholung auch die — denkbare — Möglichkeit, daß die anfänglich stärkere Lichtabhängigkeit der Samen von v · I 2n *Bert.* Pl. allein durch das Plasma oder die Plastiden bewirkt würde.

Nunmehr können wir verhältnismäßig einfach das Keimverhalten der tetraploiden Samen erklären, wenn wir auf dem durch den Vergleich der diploiden Samen geschaffenen Grund aufbauen. Abb. 20 zeigt die Lichtabhängigkeit der Samen von v · I 2n *od.* Pl. und v · I 4n *od.* Pl. in den 2×10 Std-Versuchen. Es zeigt sich etwa das gleiche Bild wie in Abb. 19, nämlich eine Überschneidung um den 5. 4. in den beiden Jahren. Mit Samen von 1956 sind die Samen von v · I 2n *od.* Pl. lichtabhängiger (statistisch gesichert $P = 0{,}05$). Die Versuche mit Samen von 1957 zeigen dieses Ergebnis zunächst nicht oder nur undeutlich in einzelnen

Ausnahmefällen. Erst ab 8. 4. 58 wieder sind die v · I 4n *od.* Pl.-Samen weniger lichtabhängig als die der v · I 2n *od.* Pl. Aus der Tabelle 1 läßt sich für die Dunkelversuche Ähnliches herauslesen: Die drei ersten Versuche zeigen eine stärkere Lichtabhängigkeit der v · I 4n *od.* Pl.-Samen, das Umgekehrte zeigt der Versuch am 8. 4. 58. Es sind offenbar hier die gleichen Nachreifevorgänge wirksam, wie sie oben schon erörtert wurden. Zunächst entfaltet der in der anfangs analysierten Reihenfolge an dritter Stelle stehende I-Komplex seine Wirkung. Er ist in den Samen der v · I 4n *od.* Pl. doppelt vorhanden, woraus die anfänglich stärkere Lichtabhängigkeit der Tetraploiden resultiert. Im Laufe der Zeit wird nun der auf eine Senkung des Lichtbedürfnisses hinarbeitende v-Komplex voll wirksam, dessen Wirkung im *odorata*-Plasma offenbar

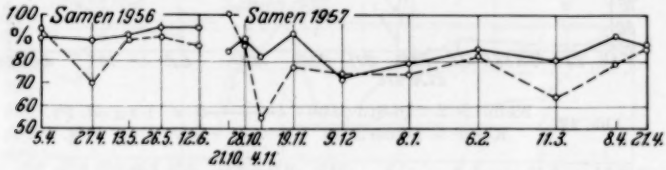

Abb. 21. $\frac{\text{Keim-\% } 2 \times 10 \text{ Std} \cdot 100}{\text{Keim-\% Dauerlicht}}$ o———o v · I 2n *Bert.* Pl. o– – –o v · I 4n *Bert.* Pl.

stärker als die antagonistische des I-Komplexes ist. Bei Verdoppelung der beiden, jetzt voll wirksamen Komplexe ergibt sich daraus die geringere Lichtabhängigkeit der Samen von v · I 4n *od.* Pl. nach dem 5. 4. bzw. 8. 4.

Weniger verwickelt ist der Vergleich der Samen von v · I 2n *Bert.* Pl. und v · I 4n *Bert.* Pl. Sowohl in den Dunkelversuchen (Tabelle 1; statistisch gesichert mit P zwischen 0,01 und 0,001) als auch in den 2×10 Std-Versuchen (Abb. 21; statistisch gesichert mit $P = 0{,}05$) sind die Samen von v · I 4n *Bert.* Pl. stärker lichtabhängig als die von v · I 2n *Bert.* Pl. Nachreifevorgänge spielen hier offenbar eine untergeordnete Rolle, da keine signifikanten und gesetzmäßigen Überkreuzungen auftreten. Nach den Befunden an den Diploiden über die Beeinflussung der Komplexe durch Plasma und Plastiden wäre eigentlich das umgekehrte Ergebnis zu erwarten, als es die Abb. 21 zeigt. Der Grund für das Keimverhalten der Samen der v · I 4n *Bert.* Pl. ist wohl in der von der v · I 2n *Bert.* Pl. verschiedenen Abstammung der v · I 4n *Bert.* Pl. zu suchen. Bei ihr befindet sich das Genom seit insgesamt 20—21 Generationen im fremden plasmatischen Milieu, bei der v · I 2n *Bert.* Pl. erst 4 bzw. 5 Generationen. Der lange Aufenthalt im fremden Milieu hatte bei der Tetraploiden sicher eine stärkere Beeinflussung des Genoms zur Folge als bei der Diploiden. Den Ergebnissen zufolge ist davon hauptsächlich der I-Komplex betroffen, so daß dessen lichtabhängigkeitssteigernde Wirkung jetzt der entgegengesetzt gerichteten des v-Komplexes überzuordnen ist. Daraus

läßt sich dann bei verdoppeltem Genom zwanglos die stärkere Lichtabhängigkeit der Samen von v · I 4n *Bert.* Pl. ableiten.

Diese letzte Annahme wird auch noch durch den Vergleich der Samen der beiden Tetraploiden bestätigt. Sowohl in den Dunkelversuchen (Tabelle 1) als auch in den 2 × 10 Std-Versuchen (Abb. 22) zeigen sich die Samen von v · I 4n *Bert.* Pl. als stärker lichtabhängig als die der v · I 4n *od.* Pl., und zwar durchgehend über den Zeitraum eines ganzen Jahres hinweg (statistisch gesichert mit P zwischen 0,01 und 0,001). Dies ist ebenfalls nur durch die starke Veränderung des I-Komplexes

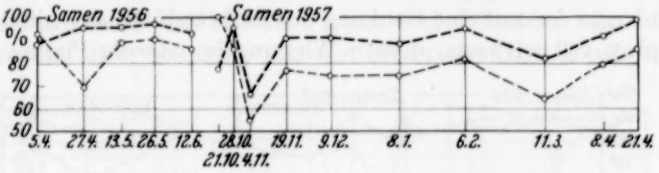

Abb. 22. $\frac{\text{Keim-\% 2} \times \text{10 Std} \cdot 100}{\text{Keim-\% Dauerlicht}}$ o——o v · I 4n *od.* Pl. o– – –o v · I 4n *Bert.* Pl.

durch *Berteriana*-Plasma und -Plastiden zu deuten; auch wird wieder gezeigt, daß bei der Keimung der tetraploiden Samen die gleichen gengesteuerten Kräfte wirksam sind wie bei den Diploiden.

4. Die Versuche mit den Samen der verschiedenen B · I

Verwendet wurden für die Versuche Samen folgender Formen:

B · I 2n *Bert.* Pl. *Bert.* Plstd.:
B · l_T × v · I
B · I 2n *Bert.* Pl.
laufend geselbstet
1556 B · I 2n *Bert.* Pl. F 24
P 0557 B · I 2n *Bert.* Pl. F 25

B · I 2n *od.* Pl. *od.* Plstd.:
v · I × B · l_T
B · I 2n *od.* Pl.
laufend geselbstet
1656 B · I 2n *od.* Pl. F 25
P 0757 B · I 2n *od.* Pl. F 26

B · I 4n *Bert.* Pl. *Bert.* Plstd.:
B · l_T × v · I
B · I 2n *Bert.* Pl.
laufend geselbstet
B · I 2n *Bert.* Pl. F 16
Colchicinbehandlung
B · I 4n *Bert.* Pl.
laufend geselbstet
5456 B · I 4n *Bert.* Pl. F 6
P 0657 B · I 4n *Bert.* Pl. F 7

B · I 4n *od.* Pl. *od.* Plstd.:
v · I × B · l_T
B · I 2n *od.* Pl.
laufend geselbstet
B · I 2n *od.* Pl. F 17
Colchicinbehandlung
B · I 4n *od.* Pl.
laufend geselbstet
5556 B · I 4n *od.* Pl. F 5
P 0857 B · I 4n *od.* Pl. F 6

Auch mit den B · I-Samen wurden Dunkelversuche aus Freibestäubungen ausgeführt. Die Lichtabhängigkeit der Keimung in diesen Dunkelversuchen soll in der Tabelle 3 wiedergegeben werden.

Unter Beibehaltung der bisherigen Reihenfolge werden zunächst die Samen von B · I 2n *Bert.* Pl. und die von B · I 2n *od.* Pl. miteinander verglichen. In den Dunkelversuchen erweisen sich die B · I 2n *Bert.* Pl.-Samen als deutlich weniger lichtabhängig als die von B · I 2n *od.* Pl. (statistisch gesichert mit P zwischen 0,05 und 0,01). Die 2 × 10 Std-Versuche (Abb. 23) mit Samen von 1956 zeigen das gleiche Ergebnis. Mit dem Material von 1957 ergeben die ersten Versuche kein klares Bild. Im ganzen kann aber nach der Mehrzahl der 2 × 10 Std-Versuche eine

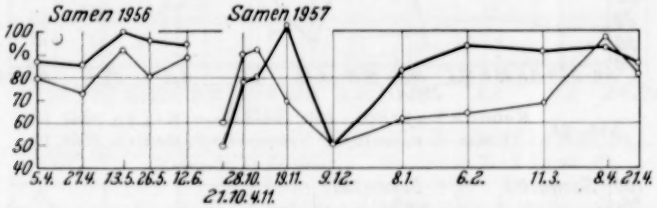

Abb. 23. $\frac{\text{Keim-\% 2 × 10 Std · 100}}{\text{Keim-\% Dauerlicht}}$ ○——○ B · I 2n *Bert.* Pl. ○——○ B · I 2n *od.* Pl.

größere Lichtabhängigkeit der B · I 2n *od.* Pl.-Samen als bewiesen angesehen werden. Sie ist auch statistisch mit $P = 0{,}05$ gesichert. Eine Erklärung ist sicher darin zu suchen, daß vor allem der die Lichtabhängigkeit senkende B-Komplex durch *odorata*-Plasma und -Plastiden in seiner Entfaltung so gehemmt wird, daß daraus eine stärkere Lichtabhängigkeit der B · I 2n *od.* Pl.-Samen resultiert. Die Veränderung des I-Komplexes, wie sie bei den v · I-Samen beobachtet wurde, findet sicher auch statt, ist aber hier offenbar der Veränderung des B-Komplexes untergeordnet.

Tabelle 3

	7. 10. %	6. 2. %	11. 3. %	8. 4. %
B · I 2n *Bert.* Pl. . .	26,1	31,3	25,1	31,1
B · I 4n *Bert.* Pl. . .	12,8	1,1	7,0	3,3
B · I 2n *od.* Pl. . . .	18,0	2,2	5,5	3,5
B · I 4n *od.* Pl. . . .	0,7	1,9	5,3	1,2

Wenn wir in der Tabelle 3 nun wiederum die Lichtabhängigkeit der Samen von B · I 2n *Bert.* Pl. und B · I 4n *Bert.* Pl. in den Dunkelversuchen vergleichen, so zeigen eindeutig die Samen der B · I 4n *Bert.* Pl. das höhere Lichtbedürfnis. Statistisch ist das Ergebnis mit P zwischen 0,01 und 0,001 gesichert.

Die Abb. 24 läßt das gleiche für die Lichtabhängigkeit in den 2 × 10 Std-Versuchen erkennen. Allerdings fallen auch hier einige Versuche wegen der unerklärlichen Schwankungen der Kurve für die B · I 2n-Samen heraus. Läßt man die Versuche vom 21. 10. und 9. 12. außer Betracht, so ist die stärkere Lichtabhängigkeit der B · I 4n *Bert.* Pl.-Samen auch statistisch gesichert mit P zwischen 0,05 und 0,01. Dieses Keimverhalten ist offensichtlich eine Wirkung des I-Komplexes, der vor allem mit *Berteriana*-Plasma und -Plastiden (vgl. die Ergebnisse mit den

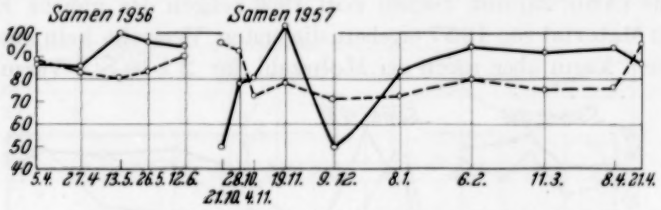

Abb. 24. $\frac{\text{Keim-\% 2 × 10 Std · 100}}{\text{Keim-\% Dauerlicht}}$ o——o B · I 2n *Bert.* Pl. o- - - -o B · I 4n *Bert.* Pl.

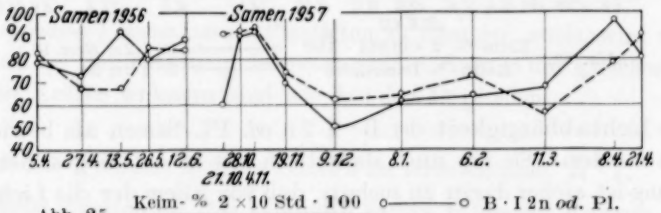

Abb. 25. $\frac{\text{Keim-\% 2 × 10 Std · 100}}{\text{Keim-\% Dauerlicht}}$ o——o B · I 2n *od.* Pl. o- - - -o B · I 4n *od,* Pl.

v · I-Samen) eine starke Lichtabhängigkeit bedingt und sich bei Verdoppelung des Genoms dem lichtabhängigkeitssenkenden Einfluß von B gegenüber stärker durchzusetzen vermag.

Kommen wir nun zu den Versuchen mit Samen von B · I 2n *od.* Pl. und B · I 4n *od.* Pl. Gemäß Tabelle 3 sind in den Dunkelversuchen die Samen von B · I 4n *od.* Pl. geringfügig stärker lichtabhängig; signifikant ist der Unterschied allerdings nicht. Auch die Abb. 25, die die Lichtabhängigkeit in den 2 × 10 Std-Versuchen zeigt, läßt keinen eindeutigen Unterschied erkennen: Mit Samen von 1956 liegen keine klaren Verhältnisse vor, da drei Versuche eine stärkere Lichtabhängigkeit der B · I 4n *od.* Pl.-Samen zeigen, zwei Versuche aber das Gegenteil. Mit dem Material von 1957 sind zunächst die B · I 4n *od.* Pl.-Samen weniger lichtabhängig, wenn auch die Unterschiede gering sind. Später fallen einige Versuche ganz klar heraus. Eine statistisch gesicherte Differenz in der Lichtabhängigkeit der untersuchten Samen läßt sich trotz der insgesamt 15 Versuche nicht finden. Es besteht höchstens eine geringe Tendenz der Samen von B · I 4n *od.* Pl. zu geringerer Lichtabhängigkeit in den

2×10 Std-Versuchen. In den Dunkelversuchen ist dies nicht zu beobachten. Die beiden antagonistischen Komplexe B und I halten sich im Milieu von *odorata*-Plasma und -Plastiden, also in ihrer einander entgegengesetzt gerichteten Wirkung, die Waage, so daß bei Verdoppelung des Genoms kein deutlicher Unterschied in der Lichtabhängigkeit der Keimung zu den Samen der Diploiden auftritt.

Betrachten wir nun die Keimung der Samen von B · I 4n *Bert.* Pl. und B · I 4n *od.* Pl., so finden wir das Ebenbild des Vergleichs der beiden entsprechenden diploiden Samen. In geringerem Maße in den Dunkelversuchen (Tabelle 3), deutlicher in den 2×10 Std-Versuchen (Abb. 26;

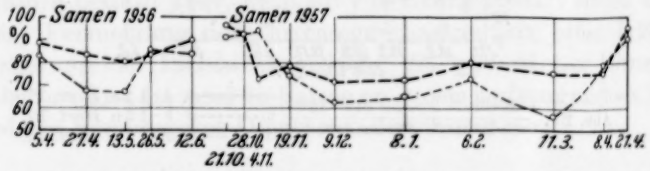

Abb. 26. $\frac{\text{Keim-\% } 2 \times 10 \text{ Std} \cdot 100}{\text{Keim-\% Dauerlicht}}$ o———o B · I 4n *Bert.* Pl. o– – –o B · I 4n *od.* Pl.

statistisch gesichert mit $P = 0{,}05$) sind die Samen von B · I 4n *Bert.* Pl. weniger lichtabhängig als die von B · I 4n *od.* Pl.

5. *Die Versuche mit den Samen der verschiedenen I · I*

Die I · I besitzen *Berteriana*-Plasma und *Berteriana*-Plastiden. Nur damit sind sie lebensfähig (Schwemmle 1938). Untersucht wurden die Samen folgender Formen:

I · I 2n: v · I 2n *Bert.* Pl. selbst
davon abgespalten:
I · I 2n
laufend geselbstet
1456 I · I 2n F 11
R 0457 I · I 2n F 12

I · I 4n: v · I 2n *Bert.* Pl. selbst
davon abgespalten:
I · I 2n
laufend geselbstet
I · I 2n F 11
Colchicinbehandlung
I · I 4n
laufend geselbstet
(H) I · I 4n F 4
P 1157 I · I 4n F 5

I · I 3n-Samen aus: I · I 2n F 11 × I · I 4n F 4

Aus dem Jahre 1956 lagen von den I · I 4n-Samen nur solche aus Freibestäubungen vor. Selbstungen der I · I 4n wurden erst im Jahre 1957 gemacht, dazu die reziproken Kreuzungen I · I 2n × I · I 4n und I · I 4n × I · I 2n. Man erhielt dabei triploide Samen mit 3I-Genomen. Der Samenansatz war nur bei der Kreuzung mit I · I 2n als Mutterpflanze befriedigend. Nur mit diesen Samen konnten Keimversuche gemacht werden. Mit I · I 4n als Mutter war der Samenansatz äußerst gering.

Vergleichen wir nun zunächst die Samen von I · I 2n und I · I 4n hinsichtlich der Lichtabhängigkeit ihrer Keimung. Die tetraploiden Samen weisen nicht nur ein schlechteres Keimprozent auf, sie sind auch lichtabhängiger als die I · I 2n-Samen. Abb. 27 zeigt dies für die Licht-

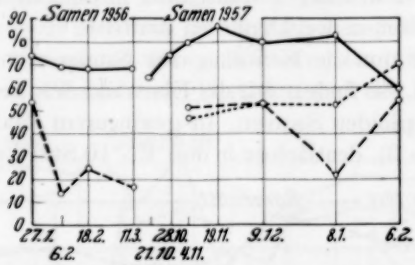

Abb. 27. $\frac{\text{Keim-\% 2} \times \text{10 Std} \cdot 100}{\text{Keim-\% Dauerlicht}}$ ——— I · I 2n *Bert.* Pl. ·-·-·-· I · I 3n *Bert.* Pl. – – – – I · I 4n *Bert.* Pl.

abhängigkeit in den 2×10 Std-Versuchen (statistisch gesichert mit $P = 0{,}001$). Auch in einigen 4×10 Std-Versuchen ergab sich das gleiche. Die hierfür errechnete Lichtabhängigkeit zeigt Tabelle 4.

Die statistische Sicherung ergibt ein P zwischen 0,05 und 0,01, wenn der zweite Versuch wegen des abnormen Wertes von I · I 4n außer

Tabelle 4

	27. 1. %	6. 2. %	18. 2. %	11. 3. %
I · I 2n	74,3	84,4	85,1	86,3
I · I 4n	31,5	88,3	62,5	43,4

Betracht gelassen wird. Die stärkere Lichtabhängigkeit der I · I 4n-Samen läßt sich gut erklären: Der I-Komplex bedingt zusammen mit *Berteriana*-Plasma und -Plastiden eine starke Lichtabhängigkeit. Dieser I-Komplex ist nun in den tetraploiden Samen viermal ohne antagonistischen Komplex vorhanden, woraus ohne weiteres die starke Lichtabhängigkeit der I · I 4n-Samen klar wird. Daß dabei bei der I · I 4n noch Entwicklungsstörungen mitwirken, worauf die hohe Ausfallrate beim Pikieren und die Pollensterilität ihrer ersten Blüten hinweisen, sei nur am Rande vermerkt.

Die absoluten Keimprozente der triploiden Samen aus der Kreuzung I · I 2n × I · I 4n sind nun noch geringer als die der Tetraploiden; für den Dauerlichtversuch ergaben sich für die I · I 3n-Samen: 31,2; 18,5; 35,0; 17,1%. Für die I · I 4n-Samen: 59,1; 42,5; 55,1; 38,0%. In der Abb. 27 erweisen sich die triploiden Samen in den 2×10 Std-Versuchen als lichtabhängiger als die Samen der I · I 2n. Eigentlich sollte infolge

stufenweiser Summation von I-Komplexen eine deutliche Abstufung in der Reihenfolge I · I 2n—I · I 3n—I · I 4n zu erwarten sein. Dies ist aber nur im Versuch vom 8. 1. 58 der Fall. In den beiden vorhergehenden Versuchen erweisen sich die I · I 3n-Samen als gleich lichtabhängig wie die Samen der I · I 4n. Im letzten Versuch sind sie sogar weniger lichtabhängig als die I · I 2n-Samen, offenbar aber nur, da an diesem Punkt die Lichtabhängigkeitskurve der I · I 2n-Samen ein starkes Minimum aufweist. Beteiligt ist an dieser Überschneidung wohl auch ein gewisser Altersunterschied, da bei der I · I 3n z.T. um einige Wochen ältere Samen vorliegen, als sie von der I · I 2n am 6. 2. 58 verwendet wurden. Offensichtlich bedingt aber, wenn wir von dem letzten Versuch absehen, schon eine Vermehrung des Chromosomensatzes um einen I-Komplex eine Steigerung der Lichtabhängigkeit. Es wäre sicher lohnend, die Vergleiche von 2n-, 3n- und 4n-Samen an einem umfangreichen Material verschiedener homozygoter Oenotheren durchzuführen.

6. Die Versuche mit Samen der Oe. argentinea (ha · ha)

In den Vergleich von Samen diploider und tetraploider Oenotheren sollten auch Samen der ha · ha 2n und ha · ha 4n einbezogen werden. Unter den üblichen Versuchsbedingungen keimten aber die Samen der *Oe. argentinea* in den letzten Jahren überhaupt nicht. Früher war das anders gewesen. Es wurde deshalb eine Vielzahl von Versuchen unternommen, wie z.B. Anätzen mit H_2SO_4, Einwirkung hoher und tiefer Temperaturen auf die Samen usw., um dadurch ein besseres Keimprozent zu erzielen. Das Keimprozent stieg aber in allen Versuchen auch nach 5monatigem Lagern im Keimbett nicht über 15% an. Deutlich wurde jedoch, daß in nahezu allen Versuchen die Samen der ha · ha 4n besser keimten. Auch WINTERSTEINER (1953) fand dies. Die schlechte Keimung der ha · ha-Samen könnte auf einen Keimhemmstoff schließen lassen, dessen Produktion vom Genom gesteuert wird. Die bessere Keimung der Tetraploiden zeigt aber, daß dies nicht der Fall sein kann, sondern läßt eher ein „Zuwenig" eines ebenfalls genbedingten keimfördernden Stoffes vermuten.

V. Diskussion der Ergebnisse

Vergegenwärtigen wir uns nun die mit den tetraploiden Samen erhaltenen Ergebnisse, so läßt sich daraus nicht einheitlich eine stärkere oder schwächere Lichtabhängigkeit der Tetraploiden ablesen. Es ist doch so, daß in manchen Fällen die 4n-Samen weniger lichtabhängig, in anderen Fällen aber stärker lichtabhängig als die Samen der diploiden Vergleichsform sind. Nach SCHWANITZ (1949) keimen tetraploide Samen von *Raphanus*, *Brassica* und anderen Cruciferen schlechter als die zugehörigen diploiden Samen. SCHWANITZ führt dies wie viele andere

Erscheinungen an Tetraploiden auf eine Änderung des Zellgrößenindex und damit verbundene Änderung der Wasseraufnahme, der Atmung, des osmotischen Wertes u.a. zurück. Jedoch erwähnt er auch (1949), daß die Keimfähigkeit der 4n-Samen genetisch bedingt ist. Genauer drückt dies u.a. beispielsweise PIRSCHLE (1942) aus, wenn er sagt, daß der Effekt der Polyploidisierung davon abhängt, welches Gen oder welche Genverbindung verdoppelt ist. Hier müssen wir mit unseren Überlegungen einsetzen: Die Lichtabhängigkeit der Oenotherensamen wird von der genetischen Konstitution des Embryos gesteuert. Wenn nun beispielsweise ein stark lichtabhängigkeitssteigernder Komplex — etwa *l* — doppelt vorhanden ist, so müssen wir daraus, wenn wir zunächst den antagonistischen Komplex außer Acht lassen, eine stärkere Lichtabhängigkeit der tetraploiden Samen fordern. Von einer solchen Summation der Genwirkung spricht z.B. auch BECKER (1932), der eine stufenweise Änderung des osmotischen Wertes durch stufenweise Vermehrung des Genoms bei den Moosen *Funaria hygrometrica* und *Physcomitrium piriforme* erreichte. Ebenso erwähnt SCHWANITZ (1957) diese Summation der Genwirkung für polyploide Kulturpflanzen. Besonders geeignet wäre für solche Untersuchungen eine Anzahl verschiedener diploider und polyploider homozygoter Oenotheren.

Mit der Annahme der kumulierenden Wirkung der doppelt vorhandenen Komplexe in den tetraploiden Samen ergibt sich nach den experimentellen Befunden zwangsläufig eine Anschauung, die SCHNEIDER (1958) vertritt — die für das von ihr untersuchte Material allerdings wohl denkbar wäre — als irrig. SCHNEIDER schreibt: „Man müßte jedem Komplex eine spezifisch hohe, vom Licht abhängige Keimkraft zuordnen, die in der (von SCHNEIDER gefundenen, mit der anfangs dargelegten nicht übereinstimmenden) Reihenfolge I—B—v—*l* abnimmt." Jeder Komplex müßte also eine mehr oder weniger große keimfördernde Wirkung ausüben. Würde dies zutreffen, so müßten ganz einheitlich die tetraploiden Samen weniger lichtabhängig sein, da bei ihnen dann die Förderungselemente vervielfacht wären. Da dies nicht der Fall ist, scheint eine andere Erklärung gut brauchbar: Es ist notwendig, den Komplexen B und v eine die Lichtabhängigkeit senkende Wirkung, bildlich gesprochen eine Wirkung mit positiven Vorzeichen, zuzuordnen. Demgegenüber ist vor allem dem *l*-Komplex, aber auch, wie das Ergebnis mit den I · I-Samen schön beweist, dem I-Komplex eine lichtabhängigkeitssteigernde (negative) Wirkung zuzuschreiben.

Nun ergibt sich die Tatsache, daß bei den Formen mit *Berteriana*-Plasma und -Plastiden stets die Samen der Tetraploiden lichtabhängiger sind. Bei den Formen mit *odorata*-Plasma sind mit Ausnahme der *l* · v die Samen der Tetraploiden in ihrer Keimung weniger vom Licht abhängig. Auf den ersten Blick möchte man hier annehmen, daß eine

selbständige Wirkung des Plasmas und der Plastiden vorliegt, etwa so, daß *Berteriana*-Plasma und -Plastiden als selbständige Erbträger eine stärkere Lichtabhängigkeit bedingen als *odorata*-Plasma und -Plastiden, die die Lichtabhängigkeit senken müßten. Dadurch wäre das Keimverhalten der tetraploiden Samen, wo sicher auch Plasma und Plastiden in ihrer Zahl und Masse vermehrt sind (HESSE 1938), leicht erklärbar. Gegen diese Annahme sprechen aber vor allem zwei Gründe: 1. ist bei B · *l* 2n, B · I 2n und *l* · v 2n die Lichtabhängigkeit der Formen mit *odorata*-Plasma erhöht, und 2. müßte man annehmen, daß sich die Wirkungen der Komplexe gegenseitig die Waage halten, d.h., ihre entweder positiv oder negativ gerichteten Kräfte müßten größenmäßig gleich sein. Daß dies nicht der Fall ist, zeigt sich schon aus den für die Reihenfolge der Komplexe angeführten Kurven, wo sich zwischen den Wirkungen von B und v fast kein Unterschied findet, der Abstand zu I dagegen schon recht deutlich ist und dann ganz klar der Abfall des *l*-Komplexes hervortritt. Plasma und Plastiden wirken also nur durch ihre die Komplexe verändernde Wirkung auf die Lichtabhängigkeit ein, was auch schon SCHNEIDER (1958) bewies.

Wir müssen also das Keimverhalten der Samen der Tetraploiden hauptsächlich als Resultante der Wirkungen der beiden verdoppelten und ungleich starken Komplexe erklären, wie es auch stets geschehen ist. Aus den einzelnen Befunden ist es nun auch möglich, Aussagen über die verschiedene Stärke der Komplexe in Bezug auf die Keimung zu machen und damit die Ergebnisse mit den tetraploiden Samen in einen etwas allgemeineren Rahmen zu stellen. Auch über die Stärke der Beeinflussung der Komplexe durch das fremde plasmatische Milieu können an Hand der Versuche mit den tetraploiden Samen Aussagen gemacht werden. Wie für die von SCHWEMMLE (1941, 1944) analysierte Tupfung der Petalen und Verlängerung der Hypanthien, findet sich auch für die genetisch gesteuerte Lichtabhängigkeit der Samenkeimung ein verwickeltes Wechselspiel zwischen Genom, Plasma und Plastiden, was natürlich eine Analyse der einzelnen Faktoren, vor allem hier des Effektes der Tetraploidisierung, sehr erschwert.

Zusammenfassung der Ergebnisse

Untersucht wurde eine Reihe von Samen diploider und tetraploider Oenotheren mit z.T. verschiedener plasmatischer Konstitution auf die Lichtabhängigkeit ihrer Keimung.

1. Es wurde zunächst eine Reihenfolge der Komplexe ermittelt. Es ergab sich nach steigender Lichtabhängigkeit (mit *Berteriana*-Plasma und -Plastiden): B—v—I—*l*, wobei der Unterschied zwischen B und v recht gering ist.

2. Als Grundlage für die Erörterung der Keimung der tetraploiden Samen wurde die Wirkung des Plasmas und der Plastiden auf die Komplexe ermittelt. B und *l* werden vor allem durch *odorata*-Plasma und -Plastiden im Sinne einer Erhöhung der Lichtabhängigkeit beeinflußt, ebenso I durch *Berteriana*-Plasma und -Plastiden, während v durch *Berteriana*-Plasma und -Plastiden etwas im Sinne einer Senkung des Lichtbedürfnissen verändert zu werden scheint. Bei der Keimung der v · I-Samen spielen Nachreifevorgänge eine Rolle.

3. Nun wurden die tetraploiden Samen mit den entsprechenden diploiden verglichen. Bei B · *l Bert.* Pl., *l* · v *Bert.* Pl., *l* · v *od.* Pl., v · I *Bert.* Pl., B · I *Bert.* Pl. und I · I *Bert.* Pl. waren die Samen der Tetraploiden lichtabhängiger. Bei B · *l od.* Pl., v · I *od.* Pl., ha · ha und in geringem Maße auch bei B · I *od.* Pl. war das Umgekehrte der Fall. Dies darf nicht mit einer selbständigen Wirkung des Plasmas oder der Plastiden, sondern allein aus der Verdoppelung des Genoms erklärt werden. Dabei konnte im einzelnen das Stärkeverhältnis der Komplexe zueinander abgelesen werden, ebenso der Grad der Beeinflussung der Komplexe durch fremdes Plasma und Plastiden.

4. Bei verschiedenen B · *l*-Samen wurde die Samenschale verletzt. Es zeigte sich zwar eine Erhöhung des absoluten Keimprozents, doch blieb die Reihenfolge der verschiedenen B · *l* hinsichtlich ihrer Lichtabhängigkeit erhalten, wodurch erwiesen ist, daß die Eigenschaft „Lichtabhängigkeit der Keimung" allein durch die genetische Konstitution des Embryos bedingt ist.

Literatur

AXENTJEW, B. N.: Über die Rolle der Schalen von Samen und Früchten, die bei der Keimung auf Licht reagieren. Beih. Bot. Zbl. **46**, 119—201 (1930). — BECKER, G.: Experimentelle Analyse der Genom- und Plasmonwirkung bei Moosen. III. Osmotischer Wert heretoploider Pflanzen. Z. indukt. Abstamm.- u. Vererb.-Lehre **60**, 17—38 (1931/32). — BÜNNING, E.: Zur Physiologie der endogenen Jahresrhythmik in Pflanzen, speziell in Samen. Z. Naturforsch. **4b**, 167—176 (1949). — BÜNNING, E., u. L. MÜSSLE,: Der Verlauf der endogenen Jahresrhythmik in Samen unter dem Einfluß verschiedener Außenfaktoren. Z. Naturforsch. **6b**, 108—112 (1951). — FEOFANOVA, N. D.: Die Abhängigkeit der Atmungsintensität und der Keimfähigkeit von Samen von den Bedingungen ihrer Reife. Dokl. Akad. Nauk. SSSR., N.S. **96**, 853—856 (1954). Ref. Ber. wiss. Biol. **94**, 88 (1955). — GASSNER, G.: Über Keimungsbedingungen einiger südamerikanischer Gramineensamen. Ber. dtsch. bot. Ges. **28**, 350—368 (1910). — Vorläufige Mitteilung neuer Keimungsergebnisse bei *Chloris ciliata*. Ber. dtsch. bot. Ges. **29**, 708—722 (1911). — Beiträge zur Frage der Lichtkeimung. Z. Bot. **7**, 609—661 (1915). — HESSE, R.: Vergleichende Untersuchungen an diploiden und tetraploiden Petunien. Z. indukt. Abstamm.- u. Vererb.-Lehre **75**, 1—23 (1938). — LEHMANN, E.: Zur Keimungsphysiologie und -Biologie von *Ranunculus scleratus* und einigen anderen Samen. Ber. dtsch. bot. Ges. **27**, 476—494 (1909). — Über die Beeinflussung der Keimung lichtempfindlicher Samen durch die Temperatur. Z. Bot. **4**, 465—529 (1912). — Lichtkeimungs-

fragen. Z. Bot. **7**, 560—580 (1915). — Über die keimfördernde Wirkung von Nitrat auf lichtgehemmte Samen von *Veronica Tournefortii*. Z. Bot. **11**, 161—179 (1919). — Linder, A.: Statistische Methoden. Basel 1951. — Paech, K.: Über die Lichtkeimung von *Lythrum Salicaria*. Planta **41**, 525—565 (1952/53). — Pirschle, K.: Quantitative Untersuchungen über Wachstum und „Ertrag" autopolyploider Pflanzen. Z. indukt. Abstamm.- u. Vererb.-Lehre **80**, 126—156 (1942). — Weitere Untersuchungen über Wachstum und „Ertrag" von Autopolyploiden und ihren Bastarden. Z. indukt. Abstamm.- u. Vererb.-Lehre **80**, 247—270 (1942). — Ruge, U., u. D. Liedtke: Zur periodischen Keimungsbereitschaft einiger Malvenarten. Ber. dtsch. bot. Ges. **64**, 141—150 (1951). — Schneider, W.: Keimversuche auf genetischer Grundlage. Diss. Erlangen 1958. — Schwanitz, F.: Untersuchungen an polyploiden Pflanzen. II. Keimung. Planta (Berl.) **36**, 389—401 (1949). — Untersuchungen an polyploiden Pflanzen. IV. Wasserhaushalt. Züchter **19**, 221—232 (1949). — Untersuchungen an polyploiden Pflanzen. VII. Atmung. Züchter **20**, 76—81 (1950). — Zellgröße als Grundelement in Phylogenie und Ontogenese. Züchter **23**, 17—44 (1953). — Die Entstehung der Kulturpflanzen. Verständliche Wissenschaft, Bd. 63. Berlin-Göttingen-Heidelberg: Springer 1957. — Schwemmle, J., u. Mitarb.: Zytologische und genetische Untersuchungen an Eu-Oenotheren. Z. indukt. Abstamm.- u. Vererb.-Lehre **75**, 358—800 (1938). — Schwemmle, J.: Keimversuche mit alten Samen. Z. Bot. **36**, 225—261 (1940). — Weitere Untersuchungen an Eu-Oenotheren über die genetische Bedeutung des Plasmas und der Plastiden. Z. indukt. Abstamm.- u. Vererb.-Lehre **79**, 321—335 (1941). — Plastiden und Genmanifestation. Flora (Jena) **137** (N. F. **37**), 61—72 (1944). — Keimversuche auf genetischer Grundlage. (Unveröffentlicht.) — Wintersteiner, L.: Vergleichende morphologische und anatomische Untersuchungen an diploiden und tetraploiden Oenotheren aus der *Raimannia*-Gruppe. Diss. Erlangen 1953, UB 53/2194.

Dr. Eduard Pütterich,
Bayreuth, Robert-Koch-Str. 6

Planta 54, 604—610 (1960)

Aus dem Botanischen Institut der Universität Heidelberg

ÜBER DIE WIRKUNG EINER BEGASUNG MIT VERSCHIEDENEN GASGEMISCHEN WÄHREND DER KEIMUNG AUF DIE VITAMIN C-BILDUNG IN GETREIDE-KEIMLINGEN

Aus dem Nachlaß
von
HANS MEHNER

Bearbeitet
von
WOLFGANG FRANKE

(Eingegangen am 1. Februar 1960)

I. Einleitung

Aus älteren Untersuchungen ist bekannt, daß Samen in der Regel keinen oder nur einen sehr geringen Gehalt von Vitamin C (VC) besitzen. Die aus ihnen hervorgehenden Keimpflanzen weisen dagegen einen innerhalb weniger Tage rasch und erheblich ansteigenden VC-Gehalt auf. Diese Erhöhung könnte auf drei verschiedene Ursachen zurückgeführt werden.

1. In den Keimlingen setzt im Zusammenhang mit den Keimungs- und Wachstumsvorgängen eine Synthese des Vitamins C ein.

Von den chemischen Geschehnissen bei der VC-Synthese haben wir heute dank vielfacher biochemischer Untersuchungen bereits eine gewisse Vorstellung gewonnen (vgl. FRANKE 1955, LOEWUS u. Mitarb. 1958). Vorstufen der L-Ascorbinsäure (AS), die zusammen mit ihrer oxydierten Form, der Dehydroascorbinsäure, das Gesamt-VC bildet, sind danach einfache Zucker wie Glucose oder Galaktose. Sie werden über mehrere Intermediärstoffe zum Teil unter enzymatischer Katalyse in die L-AS umgewandelt. Einige der Umwandlungsreaktionen verlaufen oxydativ, so daß für die AS-Bildung eine Sauerstoffzufuhr erforderlich ist. Physiologische Untersuchungen haben weiterhin ergeben, daß die VC-Synthese mit Atmungsvorgängen positiv korreliert ist (FRANKE 1954). Die Voraussetzungen zu einer VC-Synthese in Keimlingen sind nun prinzipiell gegeben. Denn einfache Zucker werden bei der Keimung durch Stärkeabbau in ausreichender Menge bereitgestellt, der Sauerstoffzutritt ist nicht begrenzt, und eine erhöhte Atmungsintensität während der Keimung ist schon vielfach nachgewiesen worden.

2. Der plötzliche Anstieg des VC-Gehaltes wird durch eine Reserve von gebundener AS in den Samen bedingt, die mit den üblichen Bestimmungsmethoden nicht erfaßbar ist, aber bei der Keimung mobilisiert wird und in die sich entfaltenden Keimlinge einwandert.

3. AS bzw. VC ist ein direktes Assimilat. Die Bildung des Vitamins kommt durch die einsetzende Photosynthese der Keimlinge zustande, und der VC-Gehalt ist von der Photosyntheseintensität abhängig.

Um die Divergenz der Auffassungen zu klären, schien eine Untersuchung an Keimlingen geraten zu sein, bei der die VC-Bildung unter Einwirkung verschiedener Gase bzw. Gasgemische auf keimende und sich entwickelnde Pflanzen während der Keimung geprüft werden sollte. Der 1957 verstorbene, um die physiologische Erforschung des Vitamins C sehr verdiente Dr. Hans Mehner hat diese Untersuchungen in den Jahren 1952/53 im Botanischen Institut der Universität Heidelberg durchgeführt, konnte sie jedoch infolge Erkrankung nicht mehr auswerten. Dem nahezu 80jährigen unermüdlichen Forscher, der auch seine alten Tage mit wissenschaftlicher Arbeit anfüllte, war es nicht vergönnt, noch mehrere weitere geplante und begonnene Arbeiten zu Ende zu führen.

Wenn auch seit der Versuchsdurchführung die Ursachen der VC-Gehaltserhöhung in Keimpflanzen während der Keimung weitgehend geklärt worden sind und von den drei genannten möglichen Ursachen die der Synthese bewiesen und die der Assimilatbildung ausgeschieden werden konnte, so hat die originelle und zugleich aufwandreiche Versuchsanstellung Ergebnisse gezeitigt, die einer Veröffentlichung wert erscheinen. Denn sie führen die inzwischen erbrachten Beweise auf anderem Wege und schließen ferner die dritte Möglichkeit einer Begründung, nämlich durch eine Reserve gebundener AS in den Samen, aus. Ich folge daher gern dem Wunsche meines Lehrers, Herrn Professor Dr. Seybold, die Ergebnisse darzustellen, zumal ich während der Versuchsdurchführung in Heidelberg tätig war und die Versuche miterlebt habe.

II. Methodik

Je 25 g Getreidefrüchte von Hafer, Roggen und Weizen (Handelssaatgut) wurden auf Filtrierpapier in großen Petrischalen ausgelegt und mit jeweils 50 ml Leitungswasser befeuchtet. Die Schalen wurden sodann in dicht schließende Exsiccatoren eingestellt und bei Zimmertemperatur an einem Südfenster dem normalen Tageslichtwechsel ausgesetzt. In die Exsiccatoren führten Schlauchleitungen, durch die jeweils verschiedene Gase oder Gasgemische wie normale Luft (als Preßluft), Stickstoff, Kohlenmonoxyd, Kohlendioxyd, CO_2-freie oder mit CO_2 angereicherte Luft aus Bomben kontinuierlich in mäßiger Strömungsgeschwindigkeit während der gesamten Versuchsdauer einströmte. Durch einen dem Exsiccator aufsitzenden, mit Wasser gefüllten Kolbentrichter, dessen Auslaufrohr bis an die Petrischale reichte, konnte je nach Bedarf die Feuchtigkeitsmenge im Keimbett ergänzt werden. Gewisse Temperaturschwankungen in Abhängigkeit von der Sonneneinstrahlung waren nicht zu vermeiden, doch trafen sie die bis zu 5 Parallelkulturen gleichmäßig. An kalten Tagen wurde durch Zusatzheizung Zimmertemperatur eingehalten.

Die Entwicklung der Keimlinge wurde regelmäßig an Hand morphologischer Merkmale bonitiert. Nach 10—12 Tagen etwa wurde die Begasung eingestellt,

die Primärblätter der Sprosse entnommen und ihr AS- und VC-Gehalt ermittelt. Die titrimetrische Bestimmungsmethode mit 2,6-Dichlorphenolindophenol ist bei SEYBOLD und MEHNER (1948) ausführlich beschrieben. Gleichzeitig wurde das Trockengewicht der Blätter im Trockenschrank bei 96° C bestimmt. Da die Primärblätter der Keimlinge zum Zeitpunkt der Ernte in ihrer Länge variieren, wurden zur Analyse nur Blätter bestimmter, zahlenmäßig überwiegender Größenklassen verwendet, die übrigen verworfen. Die Werte sind sowohl auf das Frischgewicht (FG) als auch auf das Trockengewicht (TG) bezogen, doch kommt den letzteren Werten größeres Gewicht zu, weil das FG zum Zeitpunkt der Ernte verschieden und daher nicht unbedingt vergleichbar sein kann. Für die Auswertung der Ergebnisse sind vor allem die VC-Werte entscheidend, da sie allein als exakt zu betrachten sind, während die AS-Werte durch unkontrollierbare Oxydationen während der Extraktion mit Fehlern behaftet sein können.

III. Ergebnisse und Besprechung

In Vorversuchen mit Reis, Hafer, Roggen und Weizen wurde zunächst die Keimung der Getreidefrüchte unter Einwirkung verschiedener Gase geprüft. Bei Verwendung gewöhnlicher Luft kamen die Keimlinge allgemein zu guter Entwicklung. Die Keimung setzte etwa am 2. bis 3. Tage ein. Die Sproßkeime ergrünten rasch, und die Wurzeln entwickelten sich stark unter Verzweigung. Nach 10 Tagen erreichten die Primärblätter eine Länge bis zu 18 cm. Strömte sauerstofffreier Stickstoff in die Exsiccatoren ein, so erfolgte keine Keimung (Reis) oder nur eine sehr geringfügige Entwicklung über 2—3 Tage (Weizen, Hafer). Die Wurzeln streckten sich dann bis zu 1—2 cm Länge, verzweigten sich aber nicht und stellten das Wachstum schließlich ein. Sproßkeime, sofern sie überhaupt zur Entfaltung kamen, blieben sehr klein und ergrünten nicht. Bald trat dann im ausströmenden Gas ein fauliger Geruch auf, und die Pflanzen starben ab. Ähnliche Beobachtungen ergaben sich bei Anwendung von reinem Kohlenmonoxyd. Während es aber bei gewöhnlicher Luft und auch bei Stickstoff öfters zu einer Verpilzung der Kulturen kam, unterblieb diese erklärlicherweise im CO-Strom. Wurde nach einigen Tagen das CO durch Luft ersetzt, so erholten sich die Keime zum Teil, nahmen das Wachstum wieder auf und ergrünten rasch.

Unter diesen Umständen waren für die Frage nach der VC-Bildung bei Begasung mit N_2 oder CO keine einheitlichen Ergebnisse zu erwarten. In den folgenden Hauptversuchen wurde daher die Begasung mit gewöhnlicher, CO_2-freier und mit CO_2-angereicherter Luft durchgeführt. Die Wirkung dieser Behandlung auf den VC-Gehalt der Keimlinge ist aus den Ergebnissen zu ersehen, die in der Tabelle wiedergegeben sind.

Es erweist sich, daß der VC-Gehalt von Roggen und Weizen (Nr. 2290 bis 2307) bei Einwirkung gewöhnlicher Luft eindeutig höher ist als bei Begasung mit CO_2-reicher Luft. Der höhere CO_2-Gehalt bewirkt also eine geringere VC-Bildung, wobei der Unterschied zur Kontrolle bei

Tabelle. *Ergebnisse der Vitamin C-Versuche vom 20. 10. 1952 bis 16. 6. 1953*

Nr.	Datum der Analyse	Pflanze	Begasung mit	Dauer Tage	Anzahl der gekeimten Früchte	Länge der verwendeten Primärblätter cm	AS/FG mg-%	AS/TG mg-%	VC/FG mg-%	VC/TG mg-%	Bemerkungen
2280	30. 10.	Hafer	CO_2-freie Luft	10	418	14—17	64,3	658	80,5	836	
2281	30. 10.	Hafer	CO_2-freie Luft	10	518	13—17	65,0	677	77,8	809	
2282	30. 10.	Hafer	gewöhnliche Luft	10	244	14—16	75,4	785	86,7	902	
2283	30. 10.	Hafer	gewöhnliche Luft	10	323	14—16	69,2	693	79,8	799	
2284		Hafer	Stickstoff		—	—	—	—	—	—	nicht gekeimt
2286	8. 11.	Roggen	CO_2-freie Luft	9	487	8—10	56,9	589	77,6	803	
2287	8. 11.	Roggen	CO_2-freie Luft	9	428	7—10	66,8	554	79,2	657	
2285	8. 11.	Roggen	gewöhnliche Luft	9	459	9—10	61,0	528	86,6	741	
2288	8. 11.	Roggen	gewöhnliche Luft	9	478	8—10	59,4	492	81,6	676	
2289		Roggen	reines CO_2		—	—	—	—	—	—	nicht gekeimt
2290	28. 11.	Roggen	gewöhnliche Luft	11	621	9—13	62,6	536	77,4	662	
2291	28. 11.	Roggen	gewöhnliche Luft	11	637	9—13	61,8	525	75,3	640	
2292	28. 11.	Roggen	Luft mit 4,9% CO_2	11	538	10—11	38,9	344	49,5	437	
2293	28. 11.	Roggen	Luft mit 5,0% CO_2	11	564	10—11	34,7	293	45,4	384	
2294		Roggen	reines CO-Gas		—	—	—	—	—	—	nicht gekeimt, Keimung erst nach Umstellung auf Luft
2295	11. 12.	Roggen	gewöhnliche Luft	13	640	14—16	61,4	546	79,4	706	
2296	11. 12.	Roggen	gewöhnliche Luft	13	610	14—16	64,4	545	80,4	681	
2297	11. 12.	Roggen	Luft mit 4,9% CO_2	13	601	—	36,5	310	43,9	373	
2298	11. 12.	Roggen	Luft mit 5,0% CO_2	13	613	12—15	33,5	283	42,8	362	
2301	27. 2.	Weizen	gewöhnliche Luft	12	434	12—15	64,5	562	70,5	611	
2302	27. 2.	Weizen	gewöhnliche Luft	12	463	12—15	64,5	573	73,8	655	
2299	27. 2.	Weizen	Luft mit 4,9% CO_2	12	436	12—16	48,3	360	66,0	492	
2300	27. 2.	Weizen	Luft mit 5,0% CO_2	12	424	13—16	50,4	353	67,6	473	
2303		Weizen	reines CO-Gas		—	—	—	—	—	—	wie Nr. 2294
2304	16. 6.	Weizen	gewöhnliche Luft	11	419	14—17	27,4	294	45,8	490	stark verpilzt
2305	16. 6.	Weizen	gewöhnliche Luft	11	408	15—19	32,0	373	50,7	591	stark verpilzt
2306	16. 6.	Weizen	Luft mit 5,15% CO_2	11	416	8—10	33,3	279	46,7	392	stark verpilzt
2307	16. 6.	Weizen	Luft mit 5,30% CO_2	11	402	14—18	33,0	308	42,8	399	stark verpilzt

Roggen 33—48%, bei Weizen 25% beträgt. Unter der Annahme, daß die Biosynthese ein dissimilatorischer und von der Atmungsintensität abhängiger Vorgang ist, können wir die Verminderung der VC-Bildung bei CO_2-reicher Luft auf den gegenüber gewöhnlicher Luft von 0,03 bis 0,05 Vol-% mehr als hundertfach erhöhten CO_2-Partialdruck von etwa 5 Vol-% zurückführen. Durch den hohen CO_2-Gehalt der die Pflanzen umspülenden Luft wird nämlich zunächst der CO_2-Austausch mit der Intercellularenluft erschwert und die Atmung so entsprechend dem Massenwirkungsgesetz eingedämmt.

Der O_2-Gehalt der Luft wird zwar durch die Zumischung von etwa 5 Vol-% CO_2 nur um 5%, also von rund 20 auf 19 Vol-% vermindert. Doch ist damit die O_2-Zufuhr noch nicht als ungenügend zu bezeichnen. Indessen müssen die Gase im Plasma gelöst werden, ehe sie zu den Verbrauchsorten gelangen. Da die Löslichkeit von CO_2 in Lösungen bei Zimmertemperatur und normalem Druck 30—40mal größer ist als die von O_2, muß der CO_2-Gehalt des Plasmas unter diesen Umständen erheblich höher sein als der O_2-Gehalt. Das bedeutet aber, daß infolgedessen die Partialdruckdifferenz zwischen CO_2 und O_2 im Plasma wesentlich geringer ist als bei Einwirkung gewöhnlicher Luft. Zusätzlich zu dem die Atmung hemmenden erschwerten CO_2-Austausch werden daher dem Massenwirkungsgesetz folgend in den atmenden Zentren der Zellen alle CO_2-liefernden Reaktionen wie z. B. beim Brenztraubensäureabbau und im Tricarbonsäurecyclus der Atmung in ihrer Intensität gemindert werden. Zugleich wird dadurch trotz ausreichendem O_2-Angebot indirekt auch die Sauerstoffaufnahme und die Intensität der O_2-verbrauchenden Reaktionen einschließlich der der VC-Synthese gesenkt werden.

Die Feststellung eines geringeren VC-Gehaltes in Pflanzen, die mit CO_2-reicher Luft begast worden sind, gegenüber den Kontrollpflanzen kann also nur durch herabgesetzten Sauerstoffverbrauch erklärt werden. Das besagt aber, daß die Höhe des VC-Gehaltes in den Keimlingen von einer sauerstoffbedürftigen Synthese in Abhängigkeit von der Atmung bestimmt wird.

Daß der in Keimlingen auftretende VC-Gehalt den in Samen nachweisbaren mengenmäßig übertrifft und daher nicht allein aus den Samen herrühren kann, ist bereits bewiesen worden (FRANKE 1959). Doch bliebe die oben erwähnte Möglichkeit, daß in den Samen eine mit der üblichen Methodik nicht bestimmbare gebundene Form der AS als Reserve vorhanden ist, deren Quantität im Mittel aller Getreidefrüchte einer Art als gleich groß anzunehmen wäre und die bei der Keimung aus ihrer Bindung freigesetzt wird und in die Keimlinge einwandert. Träfe diese Vorstellung zu, so wäre dann bei allen angewandten Gasgemischen, wenn nur die Getreidefrüchte keimen und die Keimpflanzen heranwachsen, in allen vergleichbaren Proben ein annähernd gleich hoher VC-

Gehalt zu erwarten. Dies trifft jedoch nicht zu, insbesondere bei den Versuchen Nr. 2295—2302, in denen die VC-Werte erheblich differieren, obwohl die Zahl der gekeimten Getreidefrüchte und die Länge der Primärblätter in diesen Fällen gleich groß sind, also eine gleichmäßige Entwicklung der Keimlinge in allen vier Parallelkulturen morphologisch gesichert ist. Die entgegen der mutmaßlichen Erwartung beachtliche Unterschiedlichkeit der VC-Werte beweist vielmehr, daß der VC-Gehalt der Keimlinge nicht aus Reserven einer gebundenen AS der Samen stammen kann.

Wäre aber das in den Keimlingen vorhandene VC ein direktes Assimilat, was ebenfalls bereits widerlegt ist (FRANKE 1959), so müßte entgegengesetzt den hier dargestellten Befunden die mit CO_2-freier Luft versorgten Keimlinge einen geringeren, die mit CO_2-reicher Luft begasten Pflanzen aber mindestens den gleichen oder gar einen höheren VC-Gehalt aufweisen als die mit normaler Luft behandelten Kontrollpflanzen. Denn die Koleoptilen und nachschiebenden Blätter sind schon vom 4. Tage an ergrünt und assimilieren auch. Jedoch sind die Keimlinge gemäß unseren Ergebnissen bei CO_2-reicher Luft, in der das CO_2 also bestimmt nicht der begrenzende Faktor ist und die Photosynthese vielmehr erhöht sein dürfte, stets ärmer an VC gegenüber der Kontrolle, während die mit CO_2-freier Luft begasten Keimpflanzen trotz des ausgesprochenen Mangels an CO_2 wenigstens bei Roggen (Nr. 2285—2288) mehr VC besitzen als die in normaler Luft herangewachsenen Keimlinge. Wenn auch diese Differenz nur geringfügig ist und bei Hafer die mit normaler Luft versorgten Pflanzen den mit CO_2-freier Luft begasten ein wenig überlegen sind, so spricht dieses Verhalten dafür, daß die VC-Bildung durch CO_2-Mangel jedenfalls nicht beeinträchtigt wird und damit nicht von der Photosynthese abhängen kann.

Als Bestätigung für den Zusammenhang der VC-Bildung mit der Sauerstoffversorgung können auch die Versuche Nr. 2304—2307 an Weizen aufgefaßt werden. Denn die starke Pilzentwicklung *(Rhizopus nigricans)* ist mit einem zusätzlichen Verbrauch von O_2 verknüpft. Die Atmung der Keimlinge bzw. ihre O_2-Versorgung wird infolge dieses O_2-Entzuges durch die Pilze verringert und die VC-Synthese entsprechend vermindert. Bei Begasung mit CO_2-reicher Luft wirkt sich der O_2-Entzug durch das Pilzmycel im gleichen Maße aus, so daß auch hier die Differenz zum VC-Gehalt der Kontrolle ebenfalls 25% beträgt.

Das Resultat dieser Versuche ist die Bestätigung dafür, daß der in den Keimpflanzen nachweisbare VC-Gehalt durch Biosynthese während der Keimung entsteht. Diese mit Atmungsvorgängen verknüpfte Synthese ist an Reaktionen gebunden, die des Sauerstoffes bedürfen, wie es nach den biochemischen Befunden zu fordern ist. Das in den Keimlingen auftretende VC stammt nicht aus Reserven einer gebundenen Form der AS in den Früchten und stellt auch kein direktes Assimilat dar.

Zusammenfassung

Keimlinge von Hafer, Roggen und Weizen wurden kontinuierlich während der Keimung über 10—12 Tage mit gewöhnlicher, CO_2-freier oder CO_2-reicher Luft begast. Nach Versuchsende wurden die Primärblätter auf ihren Ascorbinsäure- und Vitamin C-Gehalt analysiert. Die Ergebnisse beweisen, daß das in den Keimlingen auftretende Vitamin C nicht auf Translokalisation einer mutmaßlichen Reserve von einer gebundenen Form der Ascorbinsäure in den Getreidefrüchten während der Keimung zurückzuführen ist, sondern durch Biosynthese während der Keimung und Entwicklung zustande kommt. Sie bestätigen andere Befunde, wonach die Bildung des Vitamins C sauerstoffabhängig ist und nicht in direkter Beziehung zur Photosynthese steht.

Fräulein Dorothea Billing, die die Versuche mit betreut und bei den Analysen gewissenhaft geholfen hat, sei an dieser Stelle herzlich gedankt.

Literatur

Franke, W.: Über die Biosynthese des Vitamins C. I. Mitt.: Die Beziehungen zwischen Vitamin C und der Atmung. Planta (Berl.) **44**, 437—458 (1954). — II. Mitt.: Zur Biochemie und Physiologie der Vitamin C-Synthese. Planta (Berl.) **45**, 166—197 (1955). — III. Mitt.: Nachweis der Unabhängigkeit der Vitamin C-Bildung von der Photosynthese (bei *Vicia faba*). Planta (Berl.) **53**, 551—564 (1959). — Loewus, F. A., B. J. Finkle and R. Jang: L-ascorbic acid: A possible intermediate in carbohydrate metabolism in plants. Biochim. biophys. Acta **30**, 629—635 (1958). — Seybold, A., u. H. Mehner: Über den Gehalt von Vitamin C in Pflanzen. S.-B. Heidelberg. Akad. Wiss., math.-nat. Kl., 10. Abh. Berlin-Göttingen-Heidelberg: Springer 1948.

Priv.-Doz. Dr. Wolfgang Franke,
Bonn a. Rh., Institut für Landwirtschaftliche Botanik, Meckenheimer Allee 176

Planta 54, 611—640 (1960)

Aus dem Botanischen Institut der Universität Bonn

UNTERSUCHUNGEN ÜBER DAS PROTOPLASMA DER SIEBRÖHREN VON *PASSIFLORA COERULEA* *

I. Mitteilung

LICHTOPTISCHE UNTERSUCHUNGEN

Von

RAINER KOLLMANN

Mit 28 Textabbildungen

(Eingegangen am 11. Januar 1960)

A. Einleitung

Das Problem der Fernleitung organischer Substanzen im Pflanzenkörper ist auf das engste verbunden mit der auch heute noch völlig ungelösten Frage nach der Funktion der Siebröhren, d. h. jener Zellelemente, die nicht zuletzt durch die eindeutigen Befunde SCHUMACHERS (1930; 1933; 1937) als spezifische Leitbahnen bestimmter Stoffe angesehen werden.

Da aber jeder Versuch, die Mechanik dieses Stofftransportes zu klären, sich mit der Eigenart der Siebröhren auseinanderzusetzen hat, mußte die Frage nach der Funktion in erster Linie zu einer solchen nach der Struktur dieser Zellen werden. Sind es doch unter anderem gerade die gegensätzlichen Auffassungen von der inneren Struktur der Siebröhren, die nach wie vor die beiden Grundvorstellungen über den Stofftransport, nämlich die „Massenströmung" (MÜNCH 1930; HUBER 1941; CRAFTS 1951 u. a.) und den „aktiven Stofftransport" (CURTIS 1929; SCHUMACHER 1933; MASON und PHILLIS 1937 u. a.) trennen. Es ist bekannt, daß die Siebröhren im Verlaufe ihrer Ontogenese eine sehr charakteristische Ausdifferenzierung erfahren, die sie am Ende ihrer Entwicklung zu funktionstüchtigen Leitelementen erheblich von normalen Pflanzenzellen unterscheidet. Die sehr ausführlichen Untersuchungen von CRAFTS (1932; 1933; 1934), ESAU (1934; 1938; 1947), ROUSCHAL (1941) und RESCH (1954) erbrachten u. a. für einige Pflanzen den eindeutigen Beweis der Kerndegeneration im Verlaufe der Siebröhrendifferenzierung. Die außerordentliche Substanzarmut und Labilität des eigentlichen Siebröhrenprotoplasten aber hatten zahlreiche Autoren bei ihren Untersuchungen immer wieder erfahren müssen (MEYER 1883; FISCHER 1886; SCHMIDT 1917; ROUSCHAL 1941). Dies führte sogar zu

* Teilabdruck einer Dissertation der Math. naturw. Fakultät der Universität Bonn/D 5. Das vollständige Exemplar kann an der obigen Stelle eingesehen werden. Teil II folgt in Bd. 55, Heft 1 (1960).

der vagen Vorstellung, daß die Siebröhren überhaupt erst im sog. „prämortalen Zustand" funktionstüchtig seien (HUBER und ROUSCHAL 1938; HUBER 1941). Es schien hierdurch ein Weg gewiesen, in den Siebelementen Organe zu sehen, die erst als mehr oder minder passive Leitungsbahnen für einen kontinuierlichen Flüssigkeitsstrom wegsam werden. Dagegen brachte SCHUMACHER (1939) hier als erster den Nachweis der Plasmolysierbarkeit funktionstüchtiger Siebröhren und konnte somit zumindest das Vorurteil über die fehlende Semipermeabilität und Lebenstätigkeit des Siebröhrenplasmas beseitigen. Dieser Befund wurde später entgegen den Angaben CRAFTS (1934; 1939a; 1951) sowie HUBER und ROUSCHALS (1938) von anderen Autoren weiterhin bestätigt (ROUSCHAL 1941; CURRIER, ESAU und CHEADLE 1955).

Die aus Plasmodesmen der primären Tüpfelfelder sich entwickelnden Verbindungsstränge in den Siebporen der Siebelementquerwände (ESAU 1948) mußten vor allem Gegenstand spezieller Untersuchungen werden. MÜNCH hatte 1930 ohne nähere Kenntnisse eine offene Vacuolenverbindung der einzelnen Siebröhrenglieder in den Plasmabrücken angenommen. Wir wissen zwar heute sicher, daß letztere massiv mit Substanz erfüllt sind (HEPTON, PRESTON und RIPLEY 1955; PRESTON 1958), doch ist noch immer nicht klar, ob es sich hierbei nur um den bei vielen Pflanzen beobachteten „schleimigen" Zellsaft handelt (HILL 1908; MÜHLDORF 1937; SCHNEIDER 1945; ESAU 1948; 1950) oder um Plasma. Selbst echte plasmatische Verbindungsbrücken sollten, eine spezielle Struktur vorausgesetzt, erhöht permeabel sein (ROUSCHAL 1941; CRAFTS 1948). Die mit lichtoptischen Methoden schwer nachweisbare, eventuell gänzlich fehlende innere Grenzschicht des Plasmas gegen den Zellsaftraum schien einer derartigen Hypothese entgegenzukommen (CRAFTS 1933; ABBE und CRAFTS 1939; ROUSCHAL 1941; CURRIER, ESAU und CHEADLE 1955). War aber schon unter der Voraussetzung des fehlenden Tonoplasten ein Übergang von Plasma in die Vacuole schwer verständlich (ESAU et al. 1954), so mußte diese Vorstellung auch sehr vage Angaben über die Lokalisation der Siebröhrenplastiden bzw. deren Stärkekörner nach sich ziehen. Entgegen allem sonstigen Wissen sollten diese nämlich bei den Siebröhren in der Vacuole vorkommen (CRAFTS 1933; 1934; 1951; ESAU 1934; 1938; 1939; 1950; CURRIER, ESAU und CHEADLE 1955).

Von physiologischer Seite erscheinen dagegen in jüngster Zeit die Angaben WILLENBRINKS (1957) bemerkenswert, der eine Empfindlichkeit des Siebröhren-Stofftransportes gegen Atmungsgifte nachweisen konnte. Wenn man verschiedentlich diese zweifellose Beteiligung von Enzymsystemen am Stofftransport lediglich einer Einwirkung der Geleitzellen und Nachbarparenchymzellen zuschreiben möchte, weil in den plasmafreien Siebröhrensäften keine der üblichen Atmungsfermente

gefunden wurden (WANNER 1953; ZIEGLER 1956; 1958), so verlangen auch diese unsicheren Vorstellungen eine weitere Klärung. Immerhin sind in normalen Parenchymzellen plasmatische Zellorganelle bekannt, die als Träger bestimmter Enzymsysteme angesehen werden müssen, während im Zellsaft selten mit dem Vorkommen von Fermenten zu rechnen ist. „Saft"-Analysen sind demnach nicht geeignet, das Problem über das Vorkommen von Atmungsfermenten in den Siebröhren zu klären.

In einer kurzen Mitteilung (SCHUMACHER und KOLLMANN 1959) hatten wir bereits zeigen können, daß das Protoplasma der Siebröhren bei geeigneten Präparationsmethoden auch einer elektronenmikroskopischen Untersuchung zugänglich ist. Eine zuverlässige Deutung elektronenoptischer Aufnahmen ist jedoch nur nach vorangegangener genauer lichtmikroskopischer Beobachtung des betreffenden Objektes möglich. Die vorliegende Arbeit hat sich darum vornehmlich zum Ziel gesetzt, die verschiedenen, oben angedeuteten unklaren Vorstellungen mit beiden Methoden im einzelnen näher zu prüfen. Dabei hat der hier vorliegende 1. Teil der Untersuchungen ergeben, daß bereits mit dem Lichtmikroskop weitere, über den bisherigen Stand der Erkenntnis hinausgehende Einblicke in die Protoplasmatik der Siebelemente möglich sind. Sie sollen zusammen mit den im 2. Teil dieser Arbeit folgenden elektronenmikroskopischen Untersuchungen als erster Schritt auf einem Weg gewertet werden, der vielleicht auch zum Verständnis der funktionellen Bedeutung der Siebröhren in der Pflanze führen kann, sicher aber deren Voraussetzung ist.

Die Untersuchungen wurden in den Jahren 1957—1959 im Botanischen Institut der Universität Bonn durchgeführt. Die Anregung zu dieser Arbeit verdanke ich meinem hochverehrten Lehrer, Herrn Prof. Dr. W. SCHUMACHER. Ihm sei hierfür sowie für seine allezeit hilfreiche Betreuung sehr herzlich gedankt.

B. Material und Methode

I. Bei der *Wahl des Objektes* wurde nach folgenden Gesichtspunkten verfahren. Die zu untersuchende Pflanze mußte zunächst ein übersichtliches Siebröhrensystem aufweisen. Bei der allgemein bekannten Empfindlichkeit der Siebelemente sollte sie ferner Siebröhren besitzen, deren Einzelglieder über eine mittlere Weite und nicht zu extreme Längen verfügten. Die möglichst quer gestellten Siebplatten sollten gut sichtbare Poren von ebenfalls nur mittlerer Weite besitzen, um bei der Präparation zu starke Einwirkungen vom Schnittrand her zu vermeiden. Ideal mußten Pflanzen sein, deren ausdifferenzierte Siebröhrenglieder freie Nucleolen enthielten, wie das ESAU (1947) für einige Arten beschrieben hatte, da sich daraus auf ein bestimmtes Entwicklungsstadium schließen läßt.

Passiflora coerulea entsprach sämtlichen oben gestellten Anforderungen und ließ zudem gemäß ihrer systematischen Stellung mit den bei Lianen hohen Trans-

portleistungen auf einen hoch entwickelten Siebröhrentyp schließen. Sehr günstig war ferner, daß *Passiflora coerulea* ohne Schwierigkeiten auch die Wintermonate im Freiland vertrug. Im Bonner Botanischen Garten wird seit 1956 ein umfangreicher Stock dieser Pflanze an einer Gewächshauswand (Südwestseite) im Freien kultiviert. Bei Temperaturen unterhalb —5 bis —7° C kommt es zwar bisweilen zu Frostschäden an den äußersten Triebspitzen, doch treibt die Pflanze im darauffolgenden Frühjahr jedesmal um so kräftiger wieder aus.

Zur Untersuchung gelangten Sproßabschnitte etwa 15 cm vom Vegetationspunkt, die folgendes Differenzierungsstadium zeigten: Der fünfkantige Stengel hat hier einen bereits geschlossenen Holzzylinder mit Markhöhle gebildet. Die gut entwickelten Phloemteile der etwa 28 ursprünglich getrennt stehenden Leitbündel werden jeweils durch eine mächtige mindestens 5 Zellreihen breite Sklerenchymkappe geschützt. Das durch eine einschichtige Stärkescheide vom Leitbündel getrennte, peripher anschließende Assimilationsparenchym führt meist 6 Zellreihen und wird vom 1—2schichtigen Collenchym, dem schließlich die Epidermis folgt, abgeschlossen.

Werden die Längsschnitte durch das Phloem nun so geführt, daß sie tangential zu einer der 5 Sproßseiten verlaufen, so enthalten die unmittelbar auf die stark glänzenden Sklerenchymkappen (bereits makroskopisch einwandfrei sichtbar) folgenden Schnitte mit ziemlicher Sicherheit ausdifferenzierte Siebröhren, selbst bei mit 4—5 Zellreihen gut entwickeltem Cambium.

Zum Vergleich wurden nebenher auch *Tropaeolum majus* mit engen Siebröhren und sehr feinen Siebplattendurchbrechungen sowie *Bryonia dioica* untersucht, die als Cucurbitacee die charakteristisch weiten Siebelemente besitzt.

Bei allen Pflanzen wurde Freilandmaterial verwandt. In den Wintermonaten standen von *Passiflora coerulea* zusätzlich Gewächshauspflanzen zur Verfügung, die unter Zusatzbeleuchtung (HNT- und HNI-Osram-Leuchtstoffröhren) bei 50 bis 80% relativer Luftfeuchtigkeit und 17—24° C Raumtemperatur sehr kräftigen Wuchs zeigten.

II. Bei den *lichtoptischen Untersuchungen* zur Entwicklung der Siebröhren (Kerndegeneration) erfolgte

1. *die Fixierung* ganzer Sproßabschnitte vom Vegetationspunkt bis 5 cm unterhalb desselben:

a) In der sog. Bonner Mischung (= schwächere Flemmingsche Lösung):

25 ml 1%ige Chromsäure
5 ml 2%ige Osmiumsäure
10 ml 1%ige Essigsäure
60 ml aqua dest.

45 Std Fixierdauer bei Zimmertemperatur, anschließend 1 Std wässern, Überführen in Alkoholreihe (10% bis abs.), Xylol, Paraffin.

b) Fixierung im abs. Alkohol-Eisessiggemisch (5:1) 5 Std, anschließend über Alkoholreihe (94% bis abs.), Xylol, Paraffin.

Die 10 μ dicken Paraffinschnitte wurden auf einem Minot-Rotationsmikrotom (Bausch & Lomb) hergestellt.

Gefärbt wurden die Handschnitte jeweils nach Bedarf mit Anilinblau, Jodjodkalium und Resorcinblau (nach ESAU). Die fixierten Präparate wurden mit Hämatoxylin nach HEIDENHAIN gefärbt und jeweils mit Erythrosin oder Orange-G gegengefärbt. Die anschließende Einbettung erfolgte in Caedax. Zum Vergleich wurden einige Präparate nach der Feulgenschen Nuclealreaktion mit fuchsinschwefliger Säure gefärbt nach vorausgegangener saurer Hydrolyse in n HCl.

2. *Lebendbeobachtung und Plasmolyseversuche bei Passiflora coerulea.* Hier wurde vergleichsweise „aktives Phloem" der Gewächshauspflanzen und „Ruhephloem" von Freilandpflanzen in den Wintermonaten (mittlere Temperatur am 13. März 1958: +0,7° C!) untersucht. Die Untersuchungen erfolgten in Anlehnung an CURRIER, ESAU und CHEADLE (1955) in Saccharoselösungen.

Zur Vorbehandlung wurden die 15—20 cm langen Sprosse in folgende gepufferte Saccharoselösungen (p_H etwa 7) als „Vasenwasser" gestellt:

Lösung 1: 0,20 Mol Saccharose (reinst)
+ 0,006 Mol KH_2PO_4 + 0,004 Mol K_2HPO_4
Lösung 2: 0,25 Mol Saccharose (reinst)
+ 0,006 Mol KH_2PO_4 + 0,004 Mol K_2HPO_4
Lösung 3: 0,30 Mol Saccharose (reinst)
+ 0,006 Mol KH_2PO_4 + 0,004 Mol K_2HPO_4.

Die Gewächshaussprosse blieben am Standort abgeschnitten in dieser Lösung 4—6 Tage. Das Freilandmaterial des „Ruhephloems" wurde bis zur Untersuchung im Kühlschrank bei + 1 bis + 3°C im „Vasenwasser" aufbewahrt.

Zur Untersuchung wurden die Sprosse jeweils in ihrer Saccharoselösung in einzelne 1—1,5 cm lange Internodialsegmente zerlegt. Anschließend wurden tangentiale Handschnitte in Holundermark mit einem möglichst scharfen, stets durch Saccharoselösung feucht gehaltenen Rasiermesser angefertigt. Sowohl Sproßstück wie Schnitt mußten hierbei natürlich immer mit Saccharoselösung bedeckt sein.

Die mikroskopischen Beobachtungen erfolgten zunächst in den angegebenen Saccharoselösungen.

Bei den Plasmolyseversuchen wurden folgende Plasmolytica verwandt:

0,5 Mol Saccharose (reinst)
1,0 Mol Saccharose (reinst)
2,0 Mol Saccharose (reinst) (für Ruhephloem)
0,6 Mol KNO_3 in 0,12 Mol Saccharose (reinst)
0,8 Mol KNO_3 in 0,16 Mol Saccharose (reinst)
1,0 Mol KNO_3 in 0,20 Mol Saccharose (reinst).

Die Deplasmolysen erfolgten jeweils in 0,1 mol Saccharose.

Für die lichtoptischen Untersuchungen stand ein Zeiss-Winkel Junior Mikroskop mit Leica-Aufsatz (Faktor 0,4) zur Verfügung. Optische Ausrüstung: Ölimmersion 100×, A = 1,30 oder Trockenobjektiv 40×, A = 0,65; Photookular 9×. Photomaterial: Agfa Agepe-Dokumentarfilm in Rodinal-Entwickler.

C. Das Differenzierungsstadium der untersuchten Siebröhrenglieder und die Frage nach der Erkennung potentiell funktionstüchtiger Siebröhren

Im Verlaufe ihrer Ontogenese zum ausdifferenzierten, funktionstüchtigen Siebröhrenglied erfährt die junge Siebzelle auffällige Veränderungen, die in der Regel vor allem in der Degeneration des Zellkernes und der zunehmenden Labilität des Protoplasten deutlich werden. Diese Vorgänge sind in der Literatur ausführlich beschrieben und sollen

hier nicht mehr erneut abgehandelt werden (ESAU 1950; CRAFTS 1951). Über den Zeitpunkt der beginnenden Funktionstüchtigkeit und deren Zusammenhang mit der Kerndegeneration herrschen verständlicherweise nicht allgemein gleiche Auffassungen (CHANG 1935; CRAFTS 1932; 1933; 1934; 1939a; ESAU 1934; 1938; 1939; 1943; 1948; ROUSCHAL 1941; RESCH 1954), jedoch scheint eindeutig, daß eine funktionstüchtige Siebröhre gewöhnlich kernlos ist. Frühere gegenteilige Angaben von SCHMIDT (1917) konnten bisher nicht bestätigt werden. Eine Vermutung, daß die Sonderfälle bei *Trapa natans*, *Victoria regia* und *Cucurbita pepo* doch nicht völlig ausdifferenzierte Siebelemente betreffen bzw. mitunter an Stelle der Kerne nur freie Nucleolen beobachtet wurden (vgl. die Untersuchungen bei *Cucurbita pepo*), liegt nahe. Wenn ESCHRICH (1953) nachweisen konnte, daß die Wundsiebröhren bereits vor der Kerndegeneration den Farbstoff Fluorescein transportierten, so beweist das zwar die grundsätzliche Möglichkeit eines Stofftransportes in solchen Zellen (vgl. auch SCHUMACHER 1936), dürfte jedoch vielleicht als Eigenart dieser Neubildung von Leitelementen aus normalen Parenchymzellen gewertet werden. Immerhin haben die Farbstoffversuche SCHUMACHERs gezeigt, daß das Fluorescein in den Leitelementen bis zu den Vegetationspunkten transportiert wird, somit also sicherlich bereits jüngere, kernhaltige Siebelemente beim Stofftransport beteiligt sein müssen. Auch ROUSCHAL (1941) hat bei *Robinia* beobachten können, daß im Plasma der Siebröhren auffällige Veränderungen, die bekanntlich deren Differenzierung anzeigen, sogar schon vor jeglichen sichtbaren Degenerationserscheinungen im Kern auftraten.

Den ersten geglückten Plasmolyseexperimenten von SCHUMACHER (1933; 1939) mit dem Ziel, zumindest die Semipermeabilität funktionstüchtiger Siebröhren zu beweisen, wurde seinerzeit von CRAFTS (1934; 1939a) entgegengehalten, daß es sich bei den plasmolysierten Siebröhrengliedern nicht um ausdifferenzierte Elemente gehandelt haben könnte. Allerdings war dieser Einwand schon deshalb nicht berechtigt, da SCHUMACHER an ausgewachsenen Blattstielen von *Pelargonium* beobachtete, die bekanntlich kein Cambium haben, und zudem die Plasmolysen an Siebelementen gelangen, die den Farbstoff Fluorescein führten. Weniger klaren Verhältnissen begegnen wir bei Pflanzen, deren zu untersuchende Organe über eine rege Cambiumtätigkeit verfügen, wo uns sichere Kriterien über den genauen Zeitpunkt der endgültigen Ausdifferenzierung und Leitfähigkeit der Siebröhren bis heute nicht zur Verfügung stehen. Der Nachweis von deutlichen Siebporen und Kallose-Ablagerungen auf den Siebelement-Querwänden kann hier nur ungefähre Anhaltspunkte geben. Ebensowenig können wir sicher behaupten, daß die *eine* gerade untersuchte Siebröhre tatsächlich als Transportbahn diente. Kann man sich doch leicht im Experiment davon überzeugen,

daß beim Fluoresceintransport im Phloem immer nur ein Bruchteil der zur Verfügung stehenden Siebröhren den Farbstoff führt. Immerhin glaube ich auch mit den oben angeführten Autoren sicher sagen zu können, daß eine Siebröhre, deren Einzelglieder bereits kernlos sind und die sich somit in einem weit fortgeschrittenen Differenzierungsstadium befindet, zumindest potentiell längst funktionstüchtig sein muß (vgl. auch Esau 1950).

Nun hat aber bereits Schmidt (1917) sehr ausführlich dargelegt, welche Schwierigkeiten beim sicheren Auffinden der Kerne in den mitunter langgestreckten Siebröhrengliedern bestehen, so daß gerade hier Vorsicht geboten ist. Eine Ausnahme stellen nur die Pflanzen dar, deren Siebröhren im Verlaufe ihrer Ontogenese bei der Kerndegeneration den Nucleolus ausstoßen. Diese Eigenart von Siebröhrenkernen konnte Esau (1947) erstmalig sehr eindeutig bei *Rubus*, *Gossypium* und *Eucalyptus* nachweisen: Je nach der Anzahl der Kernkörperchen werden dieselben sukzessive bei der Kernauflösung in den Zellraum entlassen und bleiben dort (eine genaue Lokalisation, ob im Plasma oder Zellsaft war nicht eindeutig zu entscheiden) selbst über die Obliteration der Siebröhren als wohldefinierte Körper erhalten. Sehr häufig trifft man sie zusammen mit den Plastiden im durch Wundeinfluß abnorm gestauten Siebröhreninhalt vor den Siebplatten. Esau hat in einer späteren Veröffentlichung (1950) bei einer kritischen Literaturzusammenstellung zeigen können, daß es sich bei den von manchen Autoren als „Plasmaeinschlüsse unbekannter Natur" beschriebenen Körpern in den Siebröhren weiterer Arten wohl auch um freie Nucleolen handelt (Fischer 1886; Lecomte 1889; Crafts 1939b; Huber 1939). Auch die von Engard (1944) und Salmon (1947) beschriebenen „Schleimkörper" dürften nach Esau Nucleolen sein, da diese in den ausdifferenzierten Siebröhrengliedern persistierenden Körper eindeutig von den in frühen Entwicklungsphasen der Zellglieder dispergierenden „Schleimtropfen" zu unterscheiden sind (Esau 1947). Über die Funktion dieser verbleibenden Kernkörper ist noch nichts bekannt. Alle Vermutungen in dieser Richtung müssen berücksichtigen, daß diese Eigenart von Siebröhrenkernen bisher erst bei wenigen Arten beobachtet wurde und immerhin auch sichere Angaben vorliegen, nach denen ein Restkörper bei der Kerndegeneration sicherlich nicht übrigbleibt (Resch 1954).

In *Passiflora coerulea* habe ich nun neben den oben angeführten günstigen anatomischen Bedingungen ein weiteres Objekt finden können, bei dem im Verlaufe der Kerndegeneration der Nucleolus ausgestoßen wird und erhalten bleibt. Das Kernkörperchen ist meist in der Einzahl in jedem Siebröhrenglied eindeutig nachzuweisen, d.h., es wird wegen seiner hohen lichtbrechenden Eigenschaft direkt zu einem Charakteristikum der einzelnen weitgehend entwickelten Siebröhrenglieder (Abb. 1 *N*).

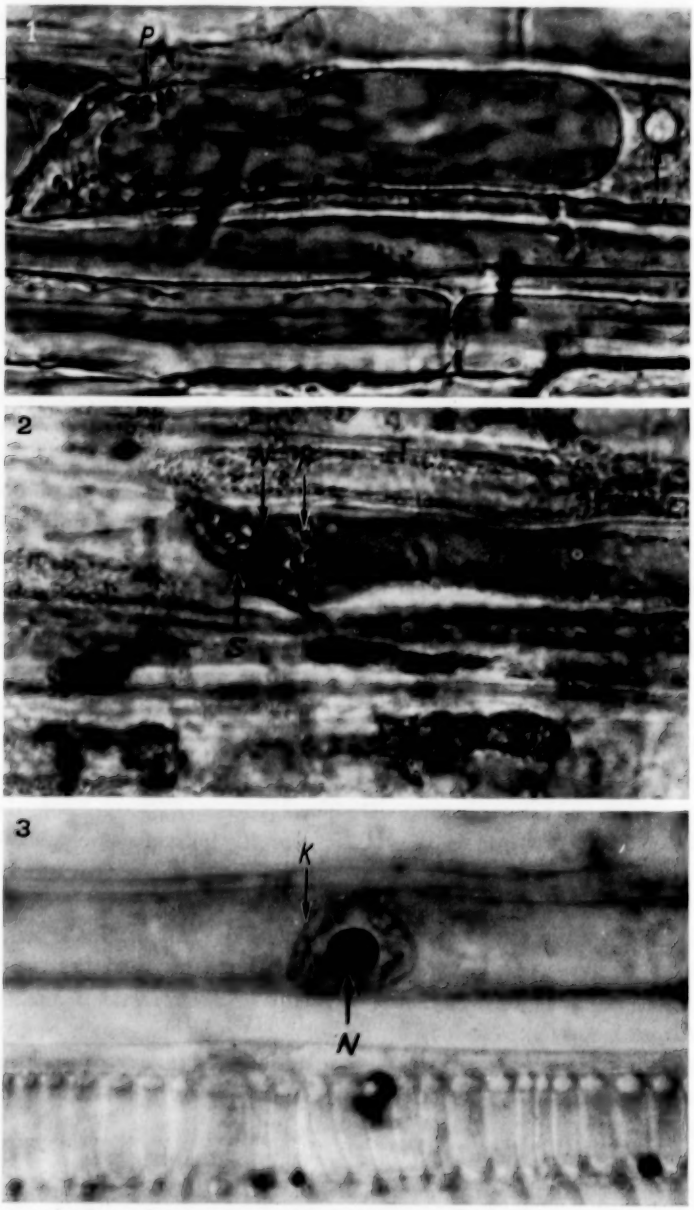

Abb. 1. Junges Siebröhrenglied mit freiem Nukleolus *(N)* in Plasmabrücke und Plastiden *(P)* im Plasmawandbelag. (Alle Abbildungen, ausgenommen Abb. 10—13, von *Passiflora coerulea*.) Lebendpräparat in Saccharoselösung. Vergr. 1080:1, LM (Lichtmikroskop)

Abb. 2. Freier Nukleolus *(N)* und stärkeführende Plastiden *(P)* vor der Siebplatte *(S)* pathologisch verlagert; Plasmawandbelag leicht kontrahiert. Anilinblau; Vergr. 1260:1, LM

Abb. 3. (Unterschrift s. S. 620)

In jüngeren Siebelementen eindeutig im protoplasmatischen Wandbelag bzw. in Plasmabrücken lokalisiert, wird der kugelförmige Einschluß in älteren Siebröhren, besonders nach Behandlung mit Reagentien leicht mit dem übrigen Zellinhalt vor der Siebplatte verlagert angetroffen (Abb. 2). Die intensive Farbstoffspeicherung bei Verwendung von Jod-jodkalium-Anilinblau ist sehr auffällig. Um sicher zu sein, daß es sich bei den fraglichen Gebilden tatsächlich um Kernkörper handelt, wurde die Kerndegeneration bei der Ausdifferenzierung der Siebelemente von *Passiflora coerulea* näher studiert. Hierzu wurden mit Hämatoxylin-Heidenhain oder fuchsinschwefliger Säure gefärbte Paraffin-Serienschnitte vom Sproßvegetationspunkt bis 5 cm unterhalb desselben untersucht. Bei den kräftig wachsenden Trieben wurden in den Abschnitten 2—4 cm unterhalb der Sproßspitze Siebröhrendifferenzierungen gefunden, die verschiedene Stadien der Kerndegeneration zeigten. In der Abb. 3 eines jungen Siebröhrengliedes wird der stark hypertrophierte Kern mit Nucleolus deutlich, der sich wohl kurz vor der Auflösung befindet. Ähnliche Beobachtungen sind von Abbe und Crafts (1939), Crafts (1933; 1934), Esau (1934; 1938; 1947) und Resch (1954) bereits bekannt. Auffällig ist die starke Auflösung der Chromatinsubstanz bei gut erhaltener Kernmembran. Abb. 4 zeigt einen längs geschnittenen stark spindelförmig gestreckten Kern kurz vor der Ausstoßung des angeschwollenen Kernkörpers. Ein weiter fortgeschrittenes Stadium wird in den Abb. 5 und 6 deutlich: Der Nucleolus hat den Kern bereits verlassen und befindet sich isoliert im Wandplasma (Abb. 5). Der zugehörige chromatinarme Kern (Serienschnitt zu Abb. 5) birgt noch einen sog. Restnucleolus (Abb. 6). (Vgl. auch Abb. 9 rechte Siebröhre *K*.) In Abb. 7 ist der ehemalige Kern nur noch an den Umrissen der Membran kenntlich, während sich der zugehörige Nucleolus (Abb. 8 = Serienschnitt zu Abb. 7) vor der Siebplatte im sekundär durch Wundeinfluß kontrahierten Plasmaschlauch befindet. Bei der Siebröhre in Abb. 9 war überhaupt kein Kern mehr nachweisbar.

Diese Entwicklungsreihe, die ich infolge besseren Kontrastes in der Hämatoxylinfärbung abgebildet habe, war gleichermaßen in den Präparaten zu erkennen, die mit Feulgens Nuclealreaktion gefärbt wurden: Die jeweils verschiedenen Kerndegenerationsstadien traten bei der selektiven DNS-Färbung besonders charakteristisch hervor, während die Nucleolen weniger deutlich als diffus gelbliche Körper kenntlich waren.

Nachdem somit wohl bewiesen sein dürfte, daß es sich bei den beschriebenen Siebröhreneinschlüssen von *Passiflora coerulea* um freie Nucleolen handelt, ist für die weiteren Untersuchungen ein sicheres Merkmal gegeben, das jeweilige Differenzierungsstadium der Siebröhren auf einfache Weise zu bestimmen. Bei denjenigen Siebelementen, die über einen freien Nucleolus verfügen, möchte ich mit einiger Sicherheit

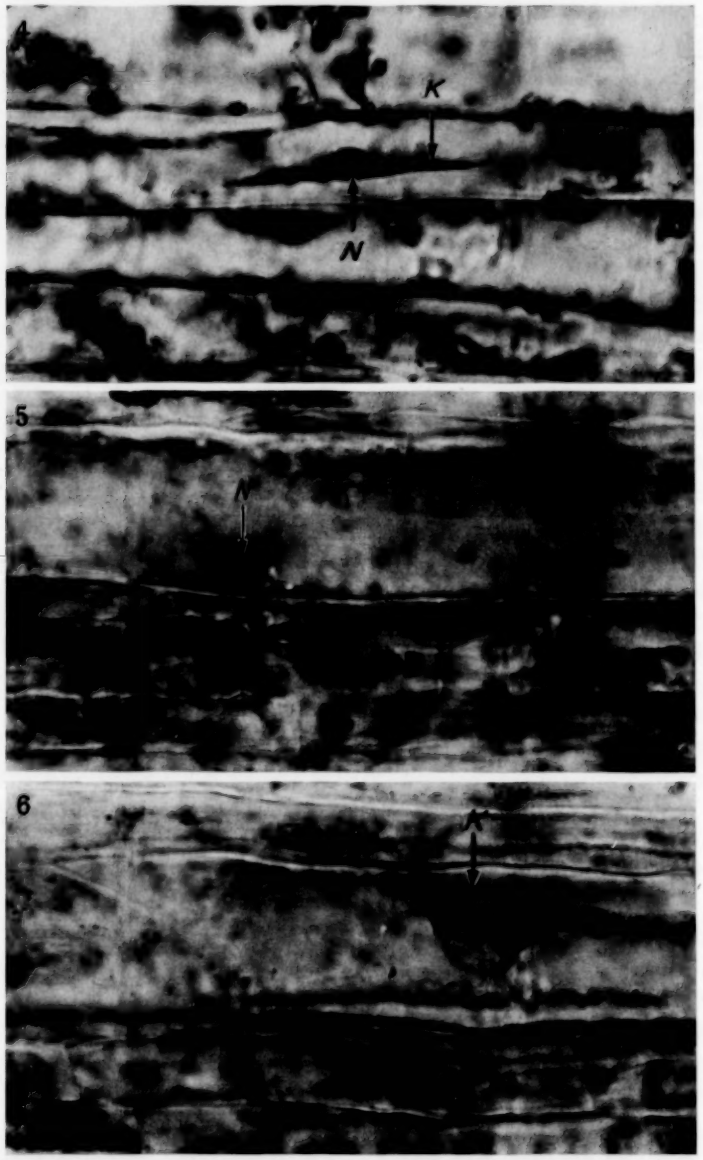

Abb. 3—9. Siebröhren-Kerndegeneration. Abb. 3. Beginnende Chromatolyse, stark angeschwollener Kern *(K)* und Nukleolus *(N)*. Abb. 4. Kern — längs geschnitten — in Auflösung; Nukleolus *(N)* angeschwollen, kurz vor dem Verlassen des spindelförmigen Kernes *(K)*. Abb. 5. Freier Nukleolus *(N)*, der zugehörige chromatinarme Kern *(K)* mit „Rest-Nukleolus" in Abb. 6. Abb. 7. Kern *(K)* weitgehend degeneriert, der zugehörige Nukleolus *(N)* auf Abb. 8 im sekundär durch Wundeinfluß kontrahierten Plasmaschlauch vor der Siebplatte *(S)*. Abb. 9. Freier Nukleolus *(N)* vor der Siebplatte *(S)*, Kern nicht mehr nachweisbar; im unteren Siebröhrenglied Kern *(K)* mit „Rest-Nukleolus". Hämatoxylin-Heidenhain-Präparate; Vergr. Abb. 3—8: 1260:1; Abb. 9: 1710:1, LM

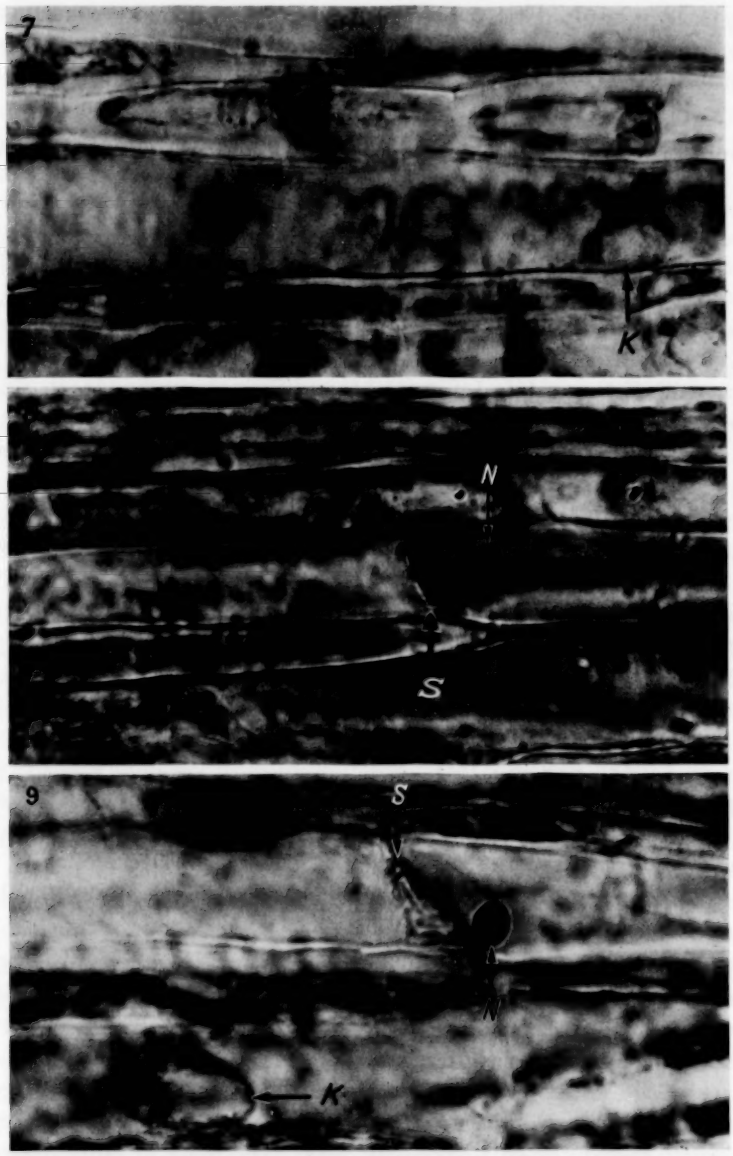

Abb. 7—9. (Unterschriften auf gegenüberliegender Seite)

annehmen, daß weit differenzierte, also wohl auch potentiell funktionstüchtige Siebröhren zur Beobachtung gelangen. Bei meinen weiteren Untersuchungen hat es sich dann auch gezeigt, daß derartige Siebelemente selbst in sehr frühen Entwicklungsstadien (s. S. 628) in den

Siebplatten jeweils deutlich ausgebildete Plasmaverbindungsstränge besaßen und eine Kalloseproduktion an diesen Zellbrücken bereits stattgefunden hatte.

D. Lichtoptische Untersuchungen des Siebröhrenplasmas und der Plastiden

I. „Aktives Phloem"

1. Der wandständige Protoplast. Wie schon erwähnt, dürfte neben der zuvor beschriebenen Degeneration der Kerne als Hauptmerkmal einer sich differenzierenden Siebröhre die vielfach beobachteten Veränderungen des Plasmas gelten. Dem ursprünglich dichten kernhaltigen Protoplasten der jungen Zelle steht zuletzt ein sehr substanzarmer und labiler, die Zellwand funktionstüchtiger Siebröhrenglieder in dünner Schicht auskleidender Plasmabelag ohne Kern gegenüber. Das Aufhören der zuvor deutlichen Plasmaströmung und das Unvermögen der Vacuole, Neutralrot zu speichern, sowie die Dispersion von sog. im Plasma gebildeten „Schleimkörpern" sind einige der bei manchen Objekten beobachteten Charakteristika. (Siehe vor allem die Sammelreferate bei ESAU 1950 und CRAFTS 1951.) ROUSCHAL (1941) vermutete, daß die Verminderung von Fettsäuren und freien Lipoiden im Plasma dessen zunehmende Hydrophilie bedingt. Im Zusammenhang mit der gleichzeitigen alkalischen Reaktion des Zellsaftes soll hierin die Erklärung für die mangelnde Vitalfärbung zu suchen sein. Natürlich könnten hierfür auch andere Ursachen in Frage kommen. [Vgl. hierzu die Untersuchungen von KINZEL (1959).] Desgleichen wird eine Veränderung der plasmatischen Grenzschicht gegen den Zellsaftraum, also des Tonoplasten diskutiert, wofür besonders das häufig beobachtete Vorkommen der Siebröhrenstärke in der Vacuole als Kriterium herangezogen wird (CRAFTS 1933; ABBE und CRAFTS 1939; ESAU 1939; ROUSCHAL 1941; CURRIER, ESAU und CHEADLE 1955).

Während von den meisten Autoren für die ausdifferenzierte Siebröhre ein sehr zarter, jeglichen Operationen gegenüber äußerst empfindlicher Protoplast beschrieben wird, finden wir merkwürdigerweise bei CRAFTS (1933; 1939b; 1951) sowie ABBE und CRAFTS (1939) die Angaben, daß das ursprünglich zarte und dünnflüssige Plasma später zäh-faserig und elastisch wird. Es wird im Endzustand ein wandständiger Plasmabelag mit einem Netz feiner, das Lumen der Siebelemente durchsetzende Plasmastränge beschrieben. Plasmastränge im Zellumen wurden auch sonst hin und wieder von den einzelnen Siebröhrenforschern angegeben (E. SCHMIDT 1882; E. W. SCHMIDT 1917; ROTHERT 1934; A. SCHUMACHER 1948). Da derartige Strukturen für die Mechanik eines Stofftransportes in den Siebröhren natürlich nicht ohne Bedeutung sein dürften, habe auch ich mich erneut dieser Frage zugewandt.

Bisher ist es mir an meinem Objekt jedoch nicht gelungen, selbst bei sorgfältigster Präparation (Beobachtung in Saccharoselösung, siehe „Material und Methode") und mit bester optischer Ausrüstung (Zeiss Ölimmersion; Leitz Phasenkontrasteinrichtung am Ortholux) innerhalb des wandständigen Plasmabelages weitere plasmatische Strukturen auch in der Vacuole zu erkennen.

Neben dem Standardobjekt *Passiflora coerulea* wurde vergleichsweise auch *Bryonia dioica* und *Tropaeolum majus* untersucht. In den beiden letzgenannten Objekten begegneten mir häufiger Plasmastrukturen, die folgendes Aussehen zeigten: Einseitig unmittelbar an den jeweiligen Siebplatten wurden im leicht kontrahierten Plasmamantel tatsächlich „Stränge" beobachtet (Abb. 10, 11, 12 und 13). Bei *Bryonia* relativ grob und deutlich, sind diese „Plasmastränge" bei *Tropaeolum* außerordentlich zart und mitunter nur an der entsprechenden Lage der Plastiden kenntlich. Zunächst war diesen Strukturen eigen, daß sie wider Erwarten bei Behandlung mit einer verdünnten Jodjodkaliumlösung stärker hervortraten. Nicht selten wurden sie überhaupt erst nach dieser Fixierung des Plasmas sichtbar. Bei genauer Beobachtung des stark vergrößerten Bildes in verschiedenen Einstellebenen stellte sich dann aber heraus, daß ausschließlich der Plasmawandbelag derartig strukturiert war, während der Zellsaftraum völlig strukturlos verblieb. Sicherlich sind daher diese sog. „Plasmastränge", deren deutliche Übereinstimmung mit den von Crafts (1933, Fig. 16, 17, und 1951, Fig. 7d,e) gebotenen Abbildungen bei *Solanum* und *Fraxinus* keinen Zweifel über die Identität der Strukturen offenläßt, Artefakte. Sie mögen mit der pathologischen Kontraktion des Plasmamantels in unmittelbarem Zusammenhang stehen. Plasmanetze, wie sie von Abbe und Crafts (1939, Fig. 25 und 27 zum Beispiel) abgebildet werden, konnte ich nur bei nachweislich geschädigten Siebröhrenprotoplasten (Abb. 14, Pfeilmarkierung) beobachten. In diesem Zusammenhang sei auch auf eine Beobachtung bei Currier, Esau und Cheadle (1955) hingewiesen, die gleichfalls auf eine Längsstrangbildung in verletzten Siebröhrenprotoplasten hindeutet.

Crafts (1933; 1939b; 1951) begründet den Erhaltungszustand seiner „internal cytoplasmic strands" bei der Fixierung mit der zäh-elastischen Natur des Plasmas ausdifferenzierter Siebröhren. Die eigenen Beobachtungen lassen vermuten, daß Crafts nur als Folge schädigender Einwirkungen des Fixiermittels derartige Strukturen in den Siebröhren beobachten konnte. Es dürfte schwer sein, aus fixierten Präparaten, vor allem mit den von Crafts beschriebenen Methoden (Alkohol-Eisessiggemisch), ein wahres Bild vom natürlichen Zustand des Protoplasten in ausdifferenzierten Siebröhrengliedern zu erhalten.

Currier, Esau und Cheadle (1955) sowie bereits Rouschal (1941) haben hier indessen einen Weg gewiesen, der das Experimentieren

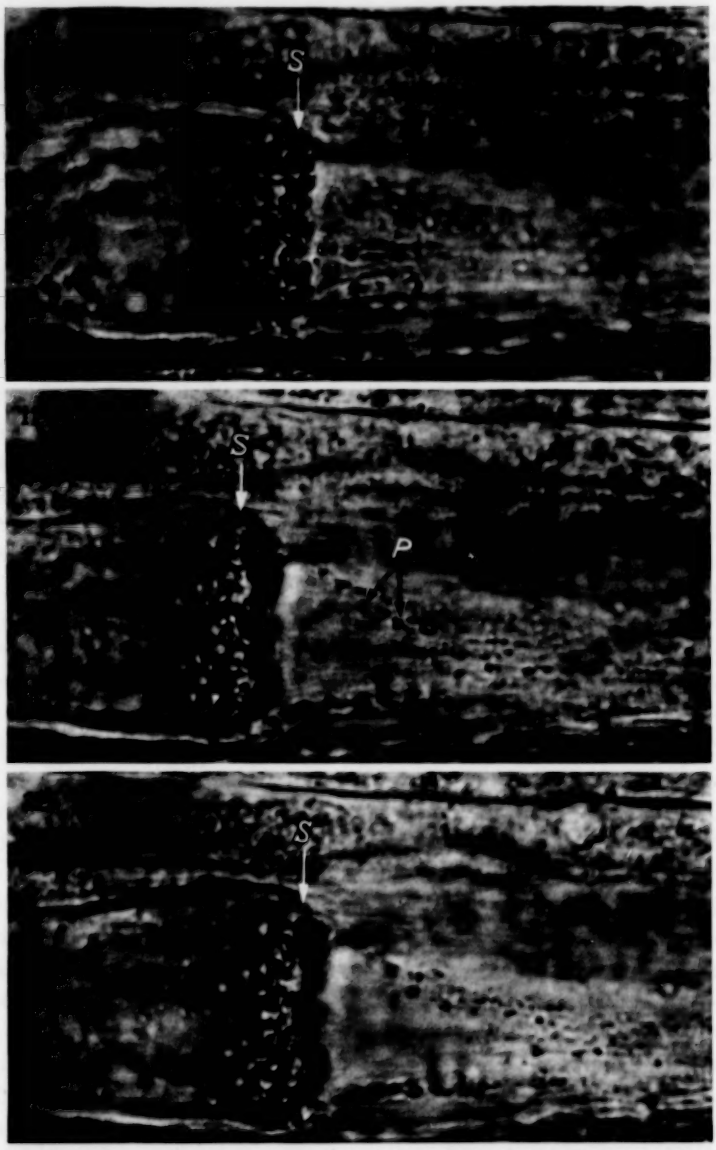

Abb. 10—12. *Tropaeolum majus.* „Längsstrangbildung" im pathologisch kontrahierten, ehemals wandständigen Siebröhren-Protoplasten rechts neben der Siebplatte *(S)*. Betrachtung in verschiedenen Einstellebenen des Mikroskops (Abb. 10: obere, Abb. 11: mittlere, Abb. 12: untere Einstellebene). Stärkeführende Plastiden *(P)* im Plasmamantel und an der Siebplatte angesammelt. Die optisch leere Vakuole ist zu beachten. Resorcinblau-Jodjodkalium; Vergr. 1620:1, LM

an intakten Siebröhrengliedern außerordentlich erleichtert. Während ROUSCHAL den hohen Turgordruck lebender Siebröhren durch

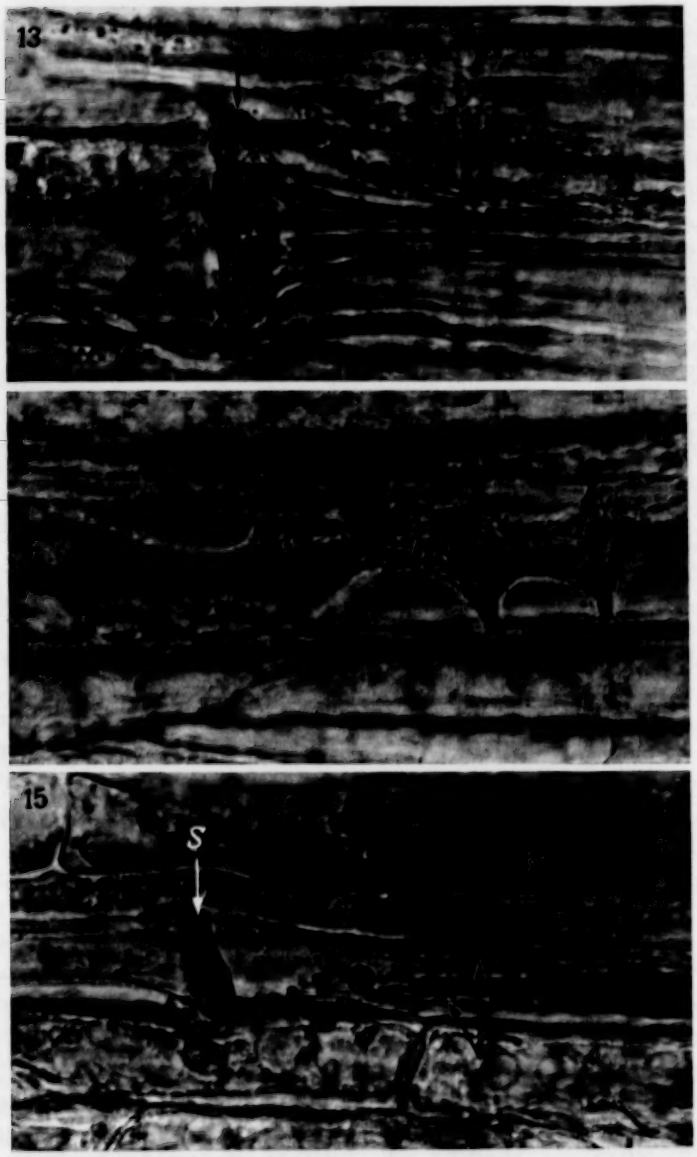

Abb. 13. *Bryonia dioica*. „Längsstrangbildung" im pathologisch kontrahierten, ehemals wandständigen Siebröhren-Protoplasten rechts neben der Siebplatte *(S)*. Jodjodkalium; Vergr. 1260:1, LM

Abb. 14. *Passiflora coerulea*. Plasmanetz (Pfeilmarkierung) im geschädigten Siebröhren-Protoplasten des „Ruhephloems" bei Plasmolyseschäden mit 1,0 Mol KNO_3 in 0,2 Mol Saccharose. Vergr. 672:1, LM

Abb. 15. *Passiflora coerulea*. Pathologische Kontraktion des ehemals wandständigen Siebröhren-Protoplasten (Pfeilmarkierung) bei Präparation in Leitungswasser. Färbung nachträglich mit Resorcinblau. Plasmaverbindungen in der Siebplatte *(S)* besonders deutlich. Vergr. 1080:1, LM

sog. Vorplasmolysen an der ganzen Pflanze mit Erfolg herabsetzen konnte, arbeiteten CURRIER, ESAU und CHEADLE überhaupt in leicht hypertonischen Zuckerlösungen und vermieden so die durch plötzlichen Druckausgleich bei der Präparation zustande kommenden sekundären Veränderungen der labilen Siebröhrenprotoplasten.

Auch ich habe mir für meine weiteren Untersuchungen diese einleuchtende Methode zunutze gemacht und hierbei die von den Autoren mitgeteilten Beobachtungen weitgehend bestätigen können. Während die üblichen Präparationen in Leitungswasser in den meisten Fällen eine mehr oder weniger starke Kontraktion des Siebröhrenplasmaschlauches an den Längswänden zur Folge hatten (Abb. 15), lag derselbe bei Beobachtung in leicht hypertonischer Zuckerlösung (s. „Material und Methode") zumeist dicht den Zellwänden an und war eigentlich nur aus der Lage der Plastiden indirekt zu erschließen.

2. Die Lage der stärkeführenden Plastiden. Gerade aber die Frage nach der genauen Lokalisation der Plastiden in unverletzten Siebröhrengliedern veranlaßte mich, die Versuche von CURRIER, ESAU und CHEADLE unter diesem speziellen Gesichtspunkt zu wiederholen.

Es ist eine nicht selten zu beobachtende Erscheinung, daß die sich mit Jod weinrot färbende charakteristische Siebröhrenstärke in der Vacuole lokalisiert erscheint und dort Brownsche Molekularbewegung zeigt. Hierbei ist noch nicht einmal sicher zu entscheiden, ob die einzelnen Stärkekörnchen noch von einer Plastidenhülle umgeben sind (ESAU 1938). Nun ist aber auch bekannt, daß dieses gehäufte Auftreten von Stärke im Zellsaftraum erst mit der Ausdifferenzierung der Siebröhren, also deren plasmatischer Veränderung, in Erscheinung tritt. Diese Beobachtung veranlaßte nun vor allem CRAFTS (1933; 1934; 1951), jedoch auch ESAU (1938; 1939), eine gewisse Vorstellung zu entwickeln, nach der im Verlaufe der Siebröhrendifferenzierung die innere Plasmagrenzschicht schwindet. Nähere Angaben darüber, wie der Übergang vom Plasma zum Zellsaft in diesem Falle zu denken sei, wurden begreiflicherweise unterlassen. Hierdurch soll den ursprünglich im Protoplasma lokalisierten Plastiden, zumindest deren Stärkekörnern, ein leichter Übertritt in die Vacuole möglich sein. ABBE und CRAFTS (1939) nahmen an, daß vor dem Verlassen des plasmatischen Wandbelages die Plastidenhülle platzt und nur die Stärkekörner in die Vacuole gelangen. Bei Pflanzen, die keine Stärke in den Siebröhrenplastiden besitzen — als Beispiel werden *Cucurbita* und *Beta* angegeben —, sollen sich die Plastiden im funktionstüchtigen Siebröhrenglied restlos auflösen (CRAFTS 1951).

Mit Ausnahme von FISCHER (1886), der die Plastiden reifer Siebröhren in der Vacuole beschrieb (FISCHER arbeitete teilweise mit zur Fixierung einfach abgebrühtem Pflanzenmaterial), waren sich demgegenüber die früheren Autoren zumeist darüber einig, daß die Siebröhren-

stärke mit den Plastiden ihren ursprünglichen Sitz im Plasmawandbelag hat (MEYER 1883; LECOMTE 1889; STRASBURGER 1891; SCHMIDT 1917). A. MEYER schreibt 1883 in seiner Abhandlung über „das Chlorophyllkorn" auf S. 65: „Sobald eine Bewegung des Inhaltes" (gemeint ist der Siebröhreninhalt) „eintritt, sind auch die farblosen Trophoplasten unter Quellung zerstört, und die vorher von ihnen umschlossenen Amylumkörnchen schwimmen im Zellsaft des Siebröhrengliedes." Hieraus geht eindeutig hervor, daß die Untersuchung der Siebröhren in Wasser zu einer Zerstörung der Plastiden führt, wobei die Stärkekörner in die Siebröhrenvacuole gelangen und dort Brownsche Molekularbewegung zeigen. ESAU (1950) schlägt deshalb vor: „One should, therefore, according to MEYER, study only those sieve tubes whose contents are not in motion."

Kürzlich hat MCGIVERN (1957) in einer ausführlichen Untersuchung über Plasmabestandteile der Siebröhren erneut darauf hingewiesen, daß die Plastiden in unverletzten, reifen Siebröhrengliedern im wandständigen Protoplasten anzutreffen sind und erst sekundär bei Verletzung ihre Stärke in die Vacuole entlassen. Es kann natürlich der Einwand erhoben werden, daß hier mitunter der sichere Beweis für den Grad der Ausdifferenzierung der untersuchten Siebröhrenglieder fehlte (vgl. CRAFTS 1951 bei ROUSCHAL 1941), zumal die Verfasserin selbst angibt, in alten Siebröhren mit dicken Kallosepolstern auf den Siebplatten, häufiger auch freie Stärkekörner in der Vacuole beobachtet zu haben. Auch ROUSCHAL (1941) schloß aus seinen Beobachtungen, daß die Stärkekörner normalerweise ihren Sitz im Wandplasma der Siebröhren haben, doch diskutiert er deren sehr labile Haftung zugleich mit seinen stets fehlgeschlagenen Tonoplastennachweisen. (Übrigens wurde auch ihm von CRAFTS 1951 entgegengehalten, daß keine sicheren Angaben über das jeweilige Differenzierungsstadium der Siebelemente gemacht worden seien.) Sehr vorsichtig äußern sich inzwischen CURRIER, ESAU und CHEADLE (1955) zum strittigen Problem: Sie glauben, die beweglichen Stärkekörnchen mit einem eventuell stark hydratisierten Plasma bzw. Plastidenstroma in Beziehung bringen zu können.

Bei der Bedeutung, die dieser Frage für die allgemeine Siebröhren-Protoplasmatik, insbesondere auch für die Frage nach der Existenz eines Tonoplasten, zukommt, habe ich noch einmal Untersuchungen in dieser Richtung unternommen, wobei denselben folgende Überlegung zugrunde lag: Wenn es sich bei den Siebröhrenplastiden um Plasmaeinschlüsse im wahren Sinne des Wortes handelt — dies ist eigentlich nach allem, was man insgesamt über Plastiden weiß, anzunehmen —, so müßten diese mit ihren Stärkekörnern einer eventuellen Lageveränderung des Plasmas folgen, vorausgesetzt natürlich, daß ein diesbezügliches Experiment mit der Zelle nicht stärkere Störungen oder gar den Tod des Protoplasten herbeiführt. Hier konnten z. B. Plasmolyseversuche weitere Aufschlüsse

geben; sie schienen zudem geeignet, den Grad der Stabilität ausdifferenzierter Siebröhrenprotoplasten zu erproben.

Die unter dem Abschnitt „Material und Methode" angegebene Vorbehandlung abgeschnittener ganzer Sprosse von *Passiflora coerulea* in gepufferten Saccharoselösungen sollte einem eventuell leichteren Experimentieren dienen und hat sich bisher auch recht gut bewährt. An tangentialen Handschnitten durch das Phloem in Sproßbereichen, die etwa 5 cm vom Vegetationspunkt gewonnen waren, wurden jeweils die in gewisser Entfernung vom Wundrand gelegenen, unverletzten Siebröhrenelemente untersucht. Zur Beobachtung gelangten verschiedene Alters- und Aktivitätsstadien der Siebröhren. Erstere waren nach ihrer jeweiligen Lage zur Cambiumzone (vgl. „Material und Methode") zu bestimmen, und unterschiedliche Aktivität war beim Vergleich von Gewächshausmaterial mit Freilandpflanzen im Winter zu erwarten. Als Voraussetzung galt natürlich, daß die Siebröhren weitgehend ausdifferenziert waren, d.h., es mußte in jedem kernlosen Glied bereits der freie Nucleolus nachzuweisen sein.

Bei der Betrachtung jüngerer Siebelemente in Cambiumnähe (Abb. 1) fielen zunächst die noch kaum verdickten Querwände (Siebplatten) auf. Eine jeweils erfolgende Färbung mit Resorcinblau bzw. Anilinblau zeigte jedoch, daß schon in diesem Stadium eine Kallose-Ein- bzw. -Auflagerung stattgefunden hat und Plasmaverbindungen in diesen jungen Siebplatten vorhanden waren. Letztere waren nur zarter ausgebildet als in den älteren Siebplatten. Wer in der Ausbildung der Platten ein Kriterium für die Funktionstüchtigkeit erblickt, müßte also bereits diese Siebröhren als leitend ansprechen. Mit Jodjodkalium sich weinrot färbende, stärkeführende Plastiden erscheinen wie die einzelnen Nucleolen klar als typische Plasmaeinschlüsse. Mitunter ist die große Zentralvacuole durch Plasmabrücken (ein offensichtliches Hindernis gegen eine Zellsaftströmung!), die dann häufig das Kernkörperchen einschließen, unterteilt. Überhaupt fällt die relativ hohe Dichte des Protoplasten im Vergleich zu älteren Siebelementen auf. Bei diesen, zunächst in gepufferter 0,2-molarer Saccharoselösung untersuchten Siebröhren gelang ein dreimaliger Plasmolyse-Deplasmolyse-Cyclus mit 1,0-molarer bzw. 0,1-molarer ungepufferter Saccharoselösung. Die Lage der Plastiden im Plasma wurde hierbei nicht verändert. Erst bei Zugabe von Jodjodkalium kontrahierte sich der wandständige Protoplast sehr plötzlich, doch behielten auch hier die Plastiden ihre ursprüngliche Lage im Plasma bei.

Betrachten wir vergleichsweise Siebröhren, deren Platten dicke Auflagerungen von Kallosepolstern zeigen und sicherlich, wenn überhaupt noch als Leitelemente dienend, ein endgültiges Differenzierungsstadium erreicht haben (Abb. 16, 17 u. 18): Das ganze Siebröhrenglied erscheint sehr transparent; ein Protoplast ist direkt nicht zu erkennen. Eine

genaue Untersuchung der in gepufferter 0,3-molarer Saccharoselösung liegenden Siebröhren bei verschiedenen Einstellebenen im Mikroskop

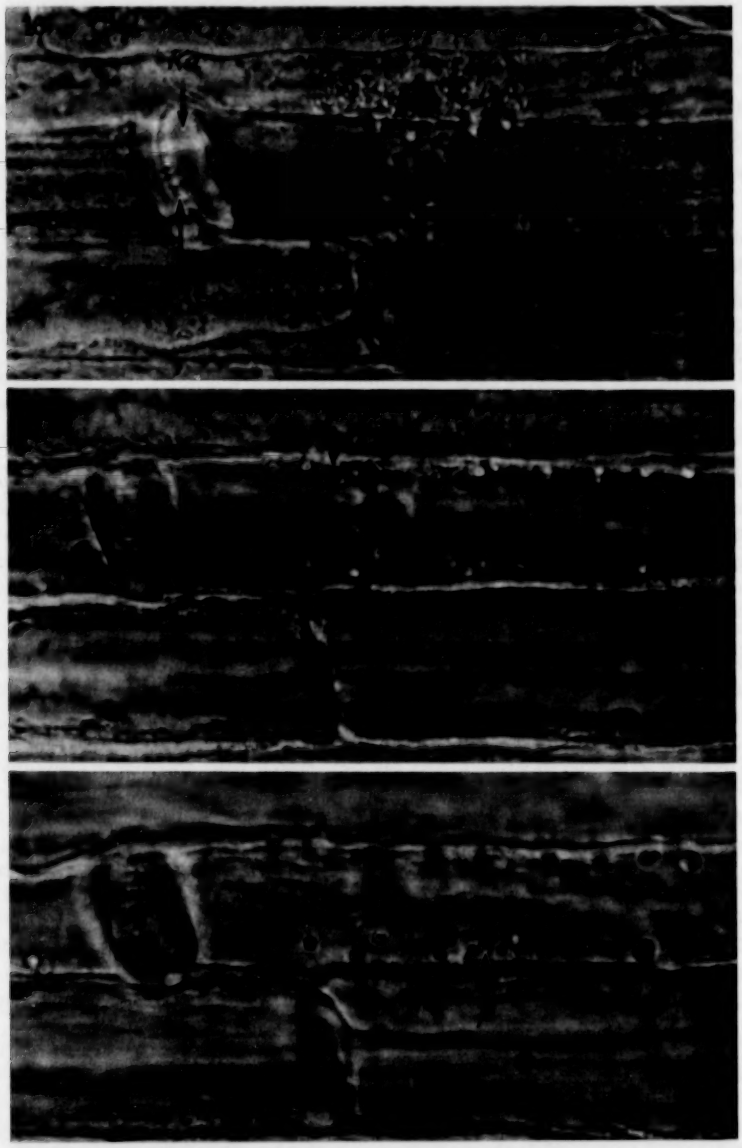

Abb. 16—18. *Passiflora coerulea*. Alte Siebröhre — man beachte die Kallosebedeckung *(Ka)* der Siebplatte *(S)* — mit transparentem, gut wandständigem Protoplasten, indirekt aus der Lage der Plastiden *(P)* und des freien Nukleolus *(N)* in verschiedenen Einstellebenen zu erschließen. Abb. 16: obere, Abb. 17: mittlere, Abb. 18: untere Einstellebene. Lebendpräparat in 0,3 Mol Saccharose. Vergr. 1260 :1, LM

ergibt indessen, daß die stärkeführenden Plastiden sowohl wie der freie Nucleolus ausschließlich im Bereich des wandständigen Protoplasten liegen, während die Zentralvacuole optisch leer erscheint. Jegliche Art einer Bewegung von Zellinhaltsbestandteilen fehlt. Bei Plasmolyse mit 1,0-molarer Saccharoselösung tritt das wandständige Plasma, in sehr zarten konkaven Bögen von der Zellwand abgehoben, in Erscheinung. Die Plastiden werden ohne Eigenbewegung geradlinig auf diesen Plasmabögen von der Wand mitgeführt (Abb. 19). Bei Deplasmolyse mit 0,1-molarer Saccharoselösung nimmt das Plasma die Plastiden ebenso geradlinig wieder zur Zellwand mit zurück. Dieses Experiment konnte an einer großen Anzahl von Siebröhrengliedern beliebig häufig wiederholt werden. Auszüge aus zwei Versuchsprotokollen seien hier wiedergegeben:

18. 3. 1958. — Tangentialer Längsschnitt durch das Phloem von *Passiflora coerulea* (Sproßinternodium etwa 15 cm vom Vegetationspunkt) in Lösung 4: 0,20 Mol Saccharose + 0,006 Mol KH_2PO_4 + 0,004 Mol K_2HPO_4.

Nachdem eine geeignete Stelle gefunden (mehrere Siebröhrenglieder hintereinander ohne Brownsche Molekularbewegung der Zellinhaltsbestandteile), werden folgende Plasmolyseversuche unternommen:

1. Plasmolyticum: 0,6 Mol KNO_3 in 0,12 Mol Saccharose (ungepuffert).

Die Plasmolyse erfolgt in Siebröhrengliedern und Parenchymzellen (Geleitzellen nicht beobachtet). — Die Stärkekörner werden auf den sich abhebenden Plasmabögen mitgenommen. — Form: Konkav-Plasmolyse. — Die Deplasmolyse erfolgt selbsttätig (ohne Hinzugabe eines Deplasmolyticums evtl. durch langsames Eindringen des Plasmolyticums). Die Stärkekörner werden dabei vom Plasma zur Zellwand mitgenommen.

2. Plasmolyticum: 0,8 Mol KNO_3 in 0,16 Mol Saccharose (ungepuffert).

Die ebenfalls konkave Plasmolyse erfolgt in dem gleichen Siebröhrenglied wie bei der ersten Plasmolyse. Deplasmolyse selbsttätig. Die Stärke verhält sich wie bei der ersten Plasmolyse und Deplasmolyse.

3. Plasmolyticum: 1,0 Mol KNO_3 in 0,2 Mol Saccharose (ungepuffert).

Konkave Plasmolyse erfolgt wie bei der ersten und zweiten Plasmolyse im selben Siebröhrenglied. Deplasmolyse mit 0,1 Mol Saccharose (ungepuffert). Die Stärkekörner verhalten sich wie bei der ersten und zweiten Plasmolyse bzw. Deplasmolyse.

Abtötung des Protoplasten durch Fixierung mit J_2KJ. Die Plastiden verlassen augenblicklich ihre ursprüngliche Lage und geraten in Brownsche Molekularbewegung.

Besonders eindrucksvoll wird die Lage der Plastiden bei der sog. Teilprotoplastenbildung demonstriert.

21. 3. 1958. — Tangentialer Handschnitt in Lösung 4: 0,20 Mol Saccharose + 0,006 Mol KH_2PO_4 + 0,004 Mol K_2HPO_4.

Es wird eine günstige Stelle ausgesucht: Ausdifferenzierte Siebröhre (freier Nucleolus, gut ausgebildete Siebplatte, Plastiden im Wandplasma).

1. Plasmolyse mit 0,5 Mol Saccharose (ungepuffert).

Die konkaven Plasmabögen sind sehr deutlich in beiden links und rechts an die Platte grenzenden Siebröhrengliedern ausgebildet. Stärkekörner eindeutig vom Plasmabogen mit abgehoben. In den benachbarten Parenchymzellen gleichfalls Plasmolyse. — Deplasmolyse mit 0,1 Mol Saccharose (ungepuffert): Die Plasmolyse geht sofort zurück, und mit den sich abflachenden Plasmabögen werden auch die Stärkekörner geradlinig wieder an die Zellwand mit zurückgenommen.

2. Plasmolyse mit 1,0 Mol Saccharose (ungepuffert).

Das Plasmolyticum erweist sich wohl als etwas zu stark, doch wird eindeutig das Zustandekommen von Teilprotoplasten beobachtet: Deutlich schnüren sich sehr plötzlich vom durchgehenden ehemals wandständigen Plasmaschlauch in einem der Siebröhrenglieder zwei Teilprotoplasten ab. Im linken Glied kommt es in Siebplattennähe zur Krampfplasmolyse. Besonders deutlich ist bei den Teilprotoplasten die Haftung der Plastiden am Plasmamantel zu erkennen. — Versuchsweise Deplasmolyse mit 0,1 Mol Saccharose (ungepuffert): Es kommt anscheinend zu einer sehr raschen und starken Wasseraufnahme. Jedenfalls schwellen die Teilprotoplasten sichtbar an, und die beiden, anfangs weit getrennten, konvexen Bögen nähern sich bis zur Vereinigung zu einer das Siebröhrenglied durchziehenden dünnen Plasmabrücke.

Während des ganzen Vorgangs bleiben die Plastiden im Plasmamantel haften und sind auch zuletzt in der neugebildeten Plasmabrücke zu erkennen. Bei der zweiten Plasmolyse, und vor allem im Verlaufe der anschließenden versuchsweisen Deplasmolyse, treten im linken Siebröhrenglied Ansammlungen von „Schleim" und vereinzelt freie Plastiden (drei) mit Brownscher Molekularbewegung auf.

Diese Versuche lassen keinen Zweifel mehr darüber offen, daß auch die stärkeführenden Plastiden ausdifferenzierter Siebröhren noch im wandständigen Protoplasten liegen und somit als echte Plasmaeinschlüsse gelten dürfen. Es wird auch deutlich, daß die Plasmahaftung dieser Plastiden in ungeschädigten Siebelementen keineswegs so labil ist, wie dies zumeist dargestellt wird. Daß der Siebröhrenprotoplast Verletzungen gegenüber außerordentlich empfindlich ist und nicht mit dem weitaus widerstandsfähigeren Plasma normaler Parenchymzellen verglichen werden kann, steht außer Zweifel. Hinzu kommt, daß die erhöhte Längswegigkeit dieser Elemente, bedingt durch die Eigenart ihrer Anordnung als Röhrensystem mit langgestreckten Einzelgliedern im Gesamtgewebe, jeglichen Wundreizen gegenüber viel zugänglicher sein dürfte. Dies wird in den häufigen Beobachtungen folgender Art deutlich:

Je weiter ein Siebröhrenglied vom Wundrand des Schnittes entfernt liegt, desto häufiger läßt es sich plasmolysieren, und desto stabiler ist die Lage der Plastiden im Wandplasma. Plasmolyseschäden werden gleichfalls immer zuerst in der Wundzonennähe beobachtet, meist zuvor dadurch angedeutet, daß die Plastiden ihre Ruhelage verlassen und in die Vacuole übertreten.

Aus einer Vielzahl von Plasmolyseversuchen ergab sich schließlich folgendes Bild vom Verletzungsphänomen ursprünglich völlig intakter ausdifferenzierter Siebelemente, in deren mit Kallose mehr oder weniger verstärkten Siebplatten deutliche Plasmaverbindungsbrücken ausgebildet waren:

Stadium 1. Je nach der Art des verwandten Plasmolyticums und der Ausgangskonstitution des Siebröhrengliedes gelingen zunächst ein bis mehrere Plasmolysen und Deplasmolysen. Das Plasma hebt sich in leicht konkaven Bögen mit den zugehörigen Plastiden von der Zellwand ab.

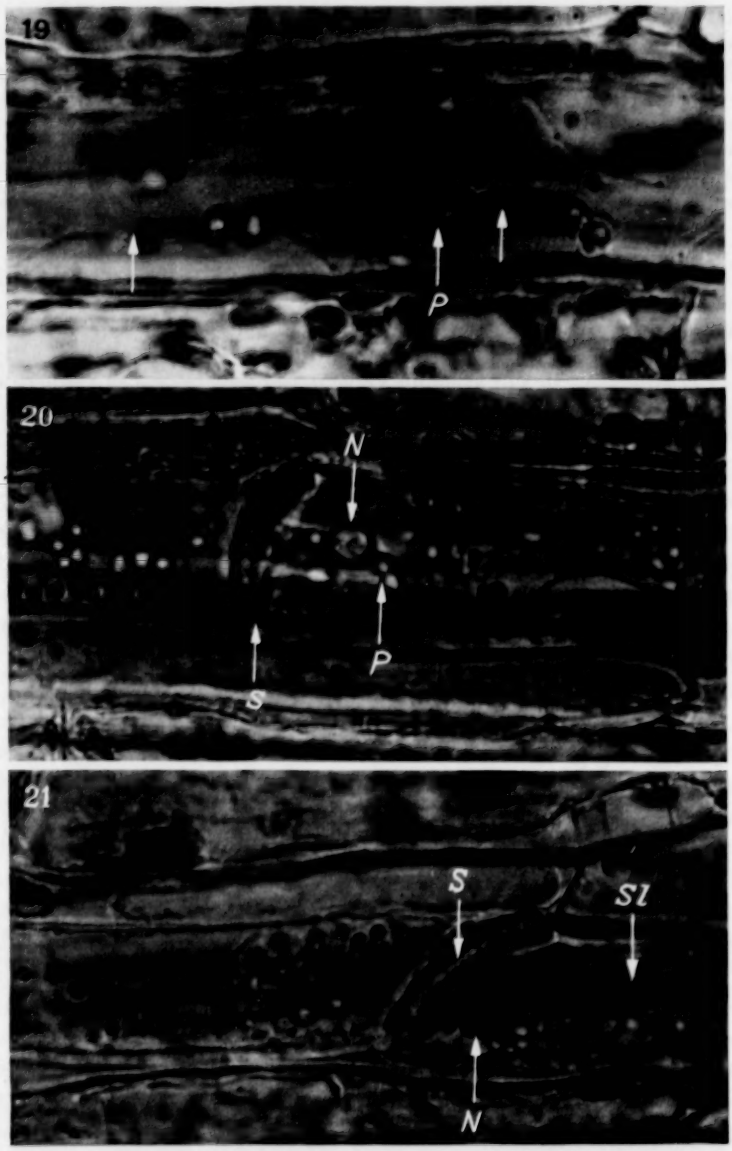

Abb. 19. *Passiflora coerulea.* Siebröhren-Plasmolyse zur Demonstration der Plastidenlage mit 1,0 Mol Saccharose; Plastiden *(P)* auf den zarten, nur schwach lichtbrechenden Plasmabögen (Pfeilmarkierung). Vergr. 1440:1, LM

Abb. 20. *Passiflora coerulea.* Ansammlung der Plastiden *(P)* und des Nukleolus *(N)* in der Siebröhren-Vakuole vor der Siebplatte *(S)*. Brownsche Molekularbewegung der Zellinhaltsbestandteile infolge schädigender Wirkung des Plasmolytikums (0,8 Mol KNO_3 in 0,16 Mol Saccharose). Vergr. 1260:1, LM

Abb. 21. *Passiflora coerulea.* Pathologische „Schleim-", d.h. „Schlauchkopf-"Bildung *(Sl)* vor der Siebplatte *(S)* bei Plasmolyseschäden (0,8 Mol KNO_3 in 0,16 Mol Saccharose). Plastiden des linken Siebröhrengliedes in der Vakuole. [Die kreisförmige Kontur im Schleimkörper wurde durch den ursprünglich dort liegenden Nukleolus *(N)* gebildet.] Vergr. 1260:1, LM

Stadium 2. Einzelne Plastiden geraten in leicht zitternde Bewegung und verlassen anschließend den Plasmamantel. Eine Plasmolyse gelingt zunächst in der üblichen Form, doch treten dabei weitere Plastiden in die Vacuole über (Abb. 20).

Stadium 3. Der Versuch einer Deplasmolyse gelingt unvollständig oder wird gar mit einem weiteren Loslösen des Plasmamantels von der Zellwand beantwortet. Es entsteht der bekannte kontrahierte Plasmaschlauch, der sich von Querwand zu Querwand eines Siebröhrengliedes ausspannt. Die meisten Plastiden geraten in Brownsche Molekularbewegung und sammeln sich häufig vor der Siebplatte.

Natürlich kann unter Verwendung selbst schonender Fixiermittel (verdünnte Jodjodkaliumlösung) Stadium 1 sofort in Stadium 3 überführt werden. Die Tatsache, daß in jodfixierten Siebelementen die Plastiden Bronwsche Molukularbewegung zeigen, erklärt geradezu deren Übertritt in den Zellsaftraum. Müßte doch die Koagulation der Plasmaeiweiße und die damit verbundene Strukturvergröberung eine derartige Bewegung hemmen.

3. Das „Schlauchkopf"-Problem. Es muß hier bei der Betrachtung des Verletzungsphänomens noch auf eine weitere Erscheinung eingegangen werden: Zugleich mit der Schädigung der Siebröhrenprotoplasten, die im Endeffekt mit der Verlagerung der Plastiden und deren häufiger Ansammlung vor den Siebplatten deutlich wird, treten in Siebplattennähe erst vereinzelt, dann immer zahlreicher sog. „Schleimtropfen" auf. (Der Ausdruck „Schleim" ist hier im Sinne der üblichen Siebröhrenterminologie gebraucht.) Diese vereinigen sich schließlich zu einem größeren unförmigen Produkt (Abb. 21) und tragen so zur Bildung der häufig beschriebenen „Schlauchköpfe" vor den Siebplatten bei. Ich konnte in unverletzten Siebelementen niemals ähnliche derartige Gebilde weder im Plasma noch im Zellsaft wahrnehmen, war dagegen oftmals Augenzeuge dieser sekundären „Schleim"-Akkumulationen in nachweislich geschädigten Siebröhrengliedern. Die intensive Farbstoffspeicherung dieser „Schleimkörper" bei Verwendung von Jodjodkalium-Anilinblau ist sehr auffällig und übertrifft diejenige der freien Nucleolen deutlich.

4. Die Tonoplastenfrage. Die geschilderten Versuche haben gezeigt, daß die Siebröhrenplastiden unter normalen Bedingungen, d.h. unverletzte Zellen vorausgesetzt, im Wandplasma liegen. Damit würde sich eigentlich schon eine weitere Frage nach der Existenz einer besonderen Plasmagrenzschicht gegenüber dem Zellsaftraum erübrigen. Die labilere Haftung der Plastiden im Vergleich zu normalen Parenchymzellen könnte ohne weiteres eine notwendige Folge des allgemein labileren Protoplasten sein. Dennoch habe ich versucht, einen Tonoplasten durch Aufquellen des Plasmas (vgl. HÖFLER 1928; ROUSCHAL 1941; STRUGGER 1949; CURRIER, ESAU und CHEADLE 1955) direkt sichtbar zu machen. Hierzu wurden die in einer gepufferten 0,25- bzw. 0,30-molaren Saccharose-

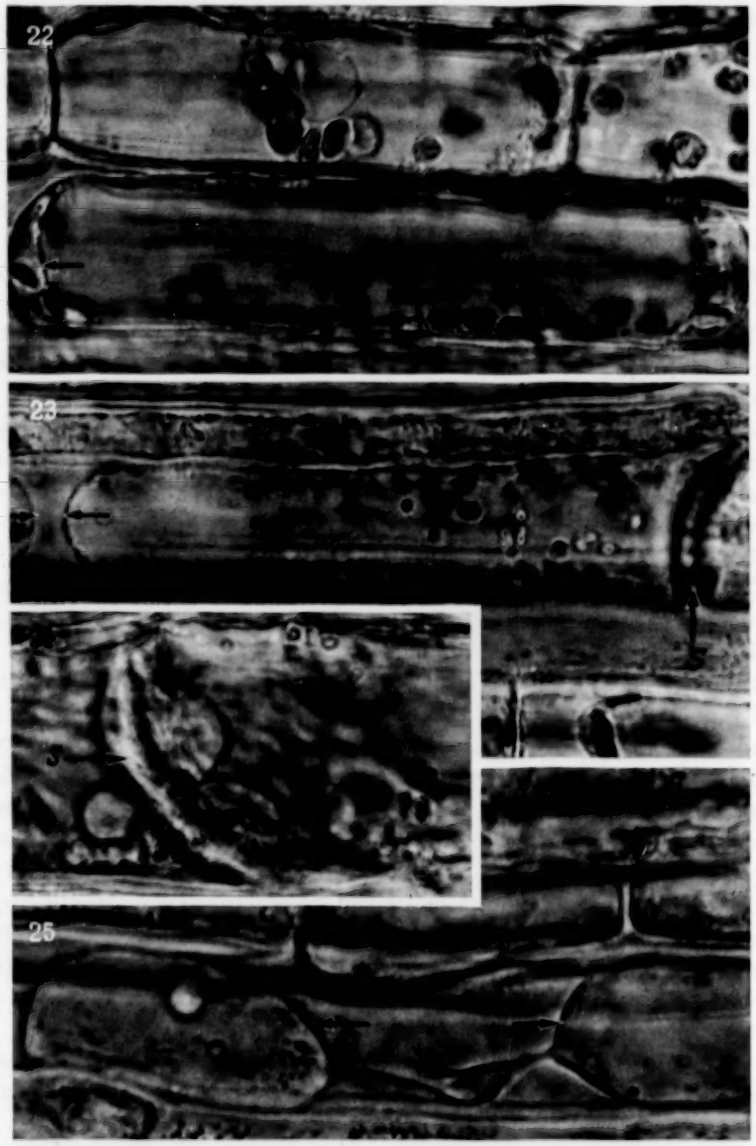

Abb. 22. *Passiflora coerulea.* Kappenplasmolyse (Pfeilmarkierung) in einer Phloemparenchymzelle (0,8 Mol KNO_3 in 0,16 Mol Saccharose). Vergr. 1260:1, LM

Abb. 23. *Passiflora coerulea.* Teilprotoplastenbildung beim Kappenplasmolyseversuch in der Siebröhre mit Siebplatte *(S)* (0,8 Mol KNO_3 in 0,16 Mol Saccharose). Die beiden Teilprotoplasten zeigen im Gegensatz zur Parenchymzelle auf Abb. 22 keine Kappenbildung (Pfeilmarkierung). Vergr. 1260:1, LM

Abb. 24. *Passiflora coerulea.* Plasmolyse an der Siebplatte *(S)* eines Siebröhrengliedes des „Ruhephloems" mit 1,0 Mol KNO_3 in 0,2 Mol Saccharose. Vergr. 960:1, LM

Abb. 25. (Unterschrift s. S. 635)

lösung liegenden Siebelemente mit 0,8 Mol KNO_3 in 0,16 Mol Saccharose (bzw. 1,0 Mol KNO_3 in 0,20 Mol Saccharose) plasmolysiert. Während hierbei in den Parenchymzellen gute Kappenplasmolysen ausgebildet wurden (Abb. 22), waren in den unmittelbar benachbart liegenden Siebröhrengliedern keine derartigen Strukturen zu erkennen. Die konvexen Bögen der einzelnen Teilprotoplasten zeigten nicht die geringsten Quellungserscheinungen (Abb. 23). Hiermit bot sich mir dasselbe Ergebnis, wie es bereits ROUSCHAL (1941) und CURRIER, ESAU und CHEADLE (1955) beschrieben hatten. Die Frage liegt nahe, ob der transparente, labile Protoplast ausdifferenzierter Siebröhren nicht bereits maximal hydratisiert, d.h. gequollen, ist, so daß eine weitere, den Tonoplasten hervorhebende Volumenzunahme nicht mehr möglich ist (vgl. auch ROUSCHAL 1941). Es scheint, daß hier auf lichtoptischem Wege nicht weiter vorzudringen ist. Wir werden auf diese Frage daher erst später bei der Besprechung meiner elektronenoptischen Befunde noch einmal zurückkommen.

II. „Ruhephloem"

Bereits CURRIER, ESAU und CHEADLE (1955) hatten bei ihren Plasmolysestudien auf einen Unterschied zwischen dem Protoplasma der „aktiven Siebröhren" einer Vegetationsperiode und demjenigen des „Ruhephloems" hingewiesen. Die Autoren konnten zeigen, daß bei *Vitis vinifera*, deren Siebelemente bekanntlich mehrere Vegetationsperioden tätig sind (ESAU 1948), im Winter die Protoplasten „ruhender Siebröhren" viel mehr mit denen von normalen Parenchymzellen zu vergleichen sind, als dies sonst der Fall ist. Hervorgehoben wird in diesen Stadien das relativ dichte Plasma, dessen größere Stabilität und somit einfachere Plasmolysierbarkeit.

Diese Eigenschaft „ruhender Siebröhrenprotoplasten" konnte geeignet sein, noch einmal, eventuell unter günstigeren Bedingungen, die für das „aktive Phloem" gewonnenen Einsichten zu überprüfen. Zwar war es mir im Rahmen dieser Untersuchungen nicht mehr möglich, die genaue Funktionsdauer der Passifloren-Siebröhren zu bestimmen, so daß ich also, streng genommen, nicht wie bei *Vitis* (vgl. ESAU 1948) sagen kann, daß die untersuchten Siebröhren bereits transportiert hatten; doch war dieser eindeutige Beweis, wie sich zeigen wird, hier nicht unbedingt erforderlich.

Das nach den Wintermonaten Anfang März (mittlere Temperaturen am 13. 3. 58: +0,7° C!) im Freiland eingesammelte Material wurde bis

Abb. 25. *Passiflora coerulea*. Teilprotoplastenbildung in den Siebröhren des „Ruhephloems". Die beiden Teilprotoplasten durch Plasmabrücke (nur im rechten Teil in der Fokussierebene!) miteinander verbunden. (1,0 Mol KNO_3 in 0,2 Mol Saccharose.) Der im Vergleich zum „aktiven Phloem" (Abb. 19) dichte, stärker lichtbrechende Protoplast (Pfeilmarkierung) ist auffallend. Vergr. 1260:1, LM

zur Untersuchung (vgl. „Material und Methode") einige Tage im Kühlschrank bei +1 bis +3° C aufbewahrt. Präparation und Plasmolysen

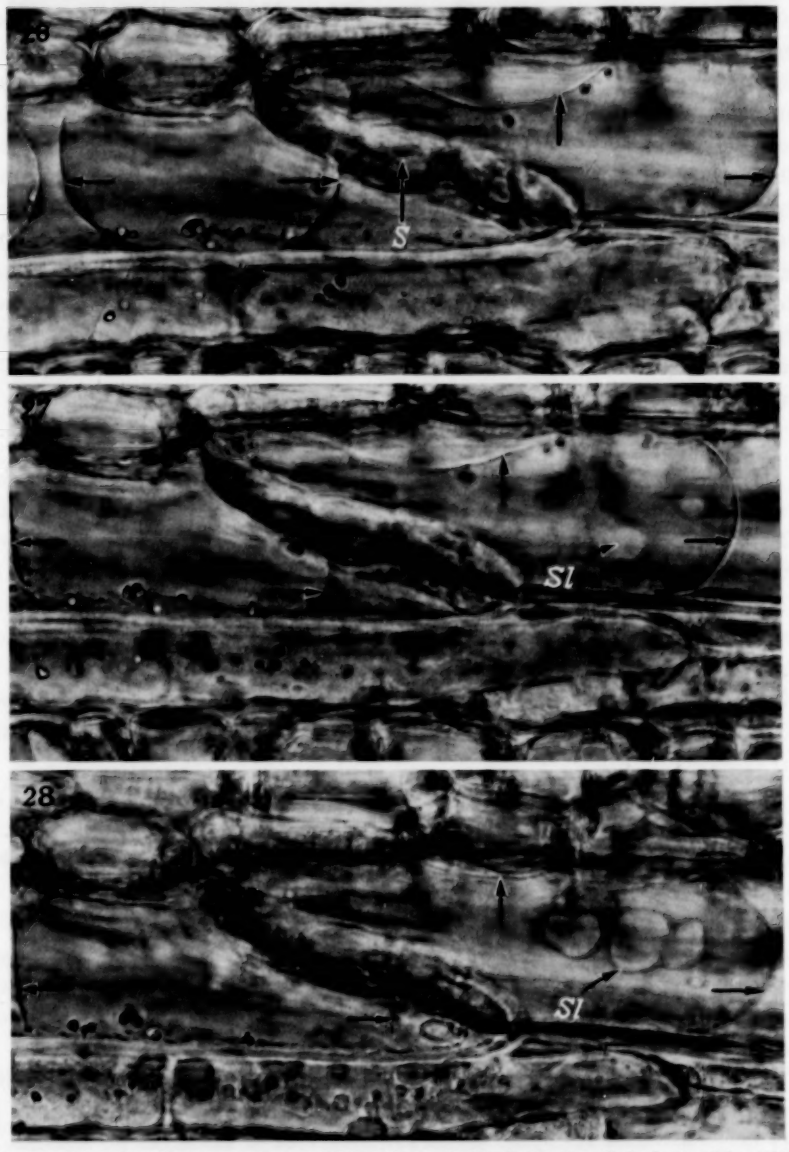

Abb. 26—28. *Passiflora coerulea*. „Ruhephloem." Verlauf der Siebplatten-Plasmolyse während 1½ Std Behandlung mit 1,0 Mol KNO_3 in 0,2 Mol Saccharose. Abb. 26 um 19 Uhr, Abb. 27 um 20 Uhr und Abb. 28 um 20.30 Uhr aufgenommen. Die Plasmolyse geht selbsttätig allmählich zurück, und es kommt zur pathologischen „Schleimtropfen"-Bildung *(Sl)*. Die zuerst schwächer lichtbrechenden Konturen der Teilprotoplasten sind zu beachten (Pfeil). Vergr. 576:1, LM

erfolgten nach der für das „aktive Phloem" beschriebenen Methode. Bezeichnend war sofort, daß höhere Plasmolyticumkonzentrationen (bis 2,0 Mol Saccharose) als im Sommer angewandt werden mußten.

Sehr deutlich hob sich dann jedoch der relativ dichte Plasmabelag in konkaven Bögen auch an den Siebplatten (Abb. 24) von der Zellwand ab, wo er sich im Sommer nie löst. (Unterbrechung des plasmatischen Konnexes in den Siebporen?) Dies ist wohl ein deutlicher Beweis, daß mit dem Protoplasma dieser Siebröhren während des Winters eine Veränderung vorgegangen war. Teilprotoplastenbildung wurde auch hier des öfteren beobachtet (Abb. 25). Natürlich habe ich unter diesen noch günstigeren Experimentierbedingungen auch die Kappenplasmolysen zum direkten Nachweis der Tonoplasten in den Siebröhren noch einmal versucht, doch ohne Erfolg. Die Abb. 26—28 zeigen, daß selbst im Verlauf von $1^1/_2$ Std bei Plasmolyse mit 1,0 Mol KNO_3 in 0,2 Mol Saccharose auch an den Siebplatten keine Quellungserscheinungen des konvex abgehobenen Protoplasten erfolgten. Die Plasmolyse ging langsam selbsttätig zurück, wobei die Konturen der Plasmabögen schwächere Lichtbrechung zeigten. Die Plastiden verblieben jedoch auch jetzt im Plasmamantel, und eine allmähliche „Schleimtropfenbildung" war gut zu verfolgen. Zu beachten ist, daß es sich bei diesen Siebröhren mit nachweislich semipermeablen, d.h. lebenden Protoplasten und freien Nucleolen sicher um alte Zellelemente mit dicken Kallosebelägen auf den Siebplatten handelte. Plasmatische Verbindungsbrücken waren in diesen nur sehr schwach zu erkennen.

Die unmittelbar bevorstehende Vegetationsperiode läßt daher vermuten, daß auch bei *Passiflora* einige Siebröhren ihre Funktionstüchtigkeit über die Ruhezeit der Wintermonate beibehalten, waren doch diese „alten" Siebröhren den ganzen Winter über am Leben geblieben. — Es fällt einigermaßen schwer, solchen langlebigen Siebröhren einen „prämortalen Zustand" zuschreiben zu wollen.

Die Versuche konnten bisher nicht weiter ausgedehnt werden, da mit fortgeschrittener Jahreszeit kein entsprechendes Material mehr zur Verfügung stand.

III. Zusammenfassung der lichtmikroskopischen Untersuchungen[1]

Die bisher mitgeteilten Befunde haben gezeigt, daß bei sorgfältiger Präparation in leicht hypertonischer Saccharoselösung die lichtmikroskopische Beobachtung ausdifferenzierter und somit potentiell funktionstüchtiger, *lebender* Siebelemente bei *Passiflora coerulea* möglich ist.

Als Kriterium des jeweiligen Differenzierungsstadiums der beobachteten Siebröhren dient in jedem Siebröhrenglied ein bei der Kern-

[1] Eine ausführliche Diskussion folgt im Anschluß an den zweiten elektronenmikroskopischen Teil dieser Arbeit.

degeneration übrigbleibender freier Nucleolus. Das Siebröhrenglied gilt als weitgehend differenziert, wenn der Nucleolus ausgestoßen ist. Die genaue Lokalisation dieses ehemaligen Kernkörperchens ist nicht immer eindeutig, doch spricht die häufig beobachtete Wandnähe für eine Lage im Plasma, zumindest in unverletzten Siebelementen.

Während bei jüngeren kernlosen Siebröhren die Lage der Plastiden im dichten Wandplasma ohne Schwierigkeit unmittelbar sichtbar ist, kann deren Lokalisation im Innern des transparenten Protoplasten alter Siebröhren mit mehr oder minder starker Kallosebedeckung auf den Siebplatten erst durch Plasmolyseexperimente, dann aber recht eindeutig, nachgewiesen werden. Es kann dabei gezeigt werden, daß der häufig beobachtete Übertritt der Plastiden in den Zellsaftraum pathologisch ist.

Dennoch ist eine ausgeprägte Plasmagrenzschicht gegenüber dem Zellsaftraum bei den üblichen Plasmaquellungsverfahren nicht direkt nachzuweisen, jedoch auch nicht auszuschließen. Es scheint somit ein sehr empfindliches, substanzarmes und stark hydratisiertes Plasma für die ausdifferenzierte Siebröhre die Regel zu sein. Gewisse Unterschiede in der Labilität bestehen dabei zwischen „aktiven" Siebröhren einer Vegetationsperiode und dem „Ruhephloem" im Winter.

Diesem differenzierten Siebröhrenprotoplasten müssen jedoch noch immer ganz bestimmte Lebensfunktionen eigen sein, wie die fortdauernde Semipermeabilität und die Kallose-Produktion (und eventuell -Resorption), vor allem aber gewisse Wechsel im Siebporenbereich zeigen: ESAU beschrieb 1948 bei *Vitis*, daß die sog. „Schleimfüllungen" der Siebporen im Winter rückgebildet werden und bei der Reaktivierung des Phloems in der darauffolgenden Vegetationsperiode von neuem in die Siebplattendurchbrechungen eindringen. Meine Befunde an *Passiflora* über die Plasmolysierbarkeit „ruhender" Siebröhren im Bereich der Siebplatten — eine beim „aktiven" Phloem niemals zu beobachtende Erscheinung — bestätigen die gleichen Ergebnisse bei CURRIER, ESAU und CHEADLE (1955). Sie deuten gleichfalls darauf hin, daß in den Siebporen einer transportfähigen Siebröhre gewisse Funktions- bzw. Strukturwechsel vorkommen, die wiederum nur aus der Tätigkeit eines lebenden und nicht „prämortalen" Protoplasten verständlich werden.

Hier sind jedoch offenbar einer weiteren lichtmikroskopischen Klärung des Problems zunächst gewisse Grenzen gesetzt. So habe ich mich daher im weiteren einer elektronenmikroskopischen Untersuchung der Siebelemente zugewandt, wobei ich vor allem von dem Gedanken ausging, daß der funktionellen Sonderstellung der Leitbahnen sicherlich auch eine besondere Feinstruktur des Plasmas zugrunde liegen müßte, die vielleicht mit Hilfe des Elektronenmikroskopes einer Klärung näher gebracht werden könnte. Darüber wird in einer gesonderten Veröffentlichung berichtet werden.

Literatur

Abbe, L. B., and A. S. Crafts: Phloem of white pine and other coniferous species. Bot. Gaz. **100**, 695—722 (1939). — Chang, G. Y.: Differentiation of protophloem in the angiosperm shoot apex. New Phytologist **34**, 21—29 (1935). — Crafts, A. S.: Phloem anatomy, exudation and transport of organic nutrients in cucurbits. Plant Physiol. **7**, 183—225 (1932). — Sieve tubes structure and translocation in the potato. Plant. Physiol. 8, 81—104 (1933). — Phloem anatomy in two species of Nicotiana, with notes on the interspecific graft union. Bot. Gaz. **95**, 592—608 (1934). — The relation between structure and function of the phloem. Amer. J. Bot. **26**, 172—177 (1939a). — The protoplasmatic properties of sieve tubes. Protoplasma **33**, 389—398 (1939b). — Movement of materials in phloem as influenced by the porous nature of the tissue. In interaction of water and porous materials. Faraday Soc. Dic. No **3**, 153—159 (1948). — Movement of assimilates, viruses, growth-regulators, and chemical indicators in plants. Bot. Rev. **17**, 203—284 (1951). — Currier, H. B., K. Esau and V. J. Cheadle: Plasmolytic studies of phloem. Amer. J. Bot. **42**, 68—81 (1955). — Curtis, O. F.: Studies on solute translocation in plants. Experiments indicating that translocation is dependent in the activity of living cells. Amer. J. Bot. **16**, 154—168 (1929). — Engard, C. J.: Organogenesis in Rubus. Univ. of Hawaii Res. Publ. **21**, 234 p. (1944). — Esau, K.: Ontogeny of phloem in sugar beet (*Beta vulgaris L.*). Amer. J. Bot. **21**, 632—644 (1934). — Ontogeny and structure of the phloem of tobacco. Hilgardia **11**, 343—424 (1938). — Development and structure of phloem tissue. Bot. Review **5**, 373—432 (1939). — Ontogeny of the vascular bundle in *Zea Mays*. Hilgardia **15**, 327—368 (1943). — A study of some sieve tube inclusions. Amer. J. Bot. **34**, 224—233 (1947). — Phloem structure in the grapevine and its seasonal changes. Hilgardia **18**, 217—296 (1948). — Development and structure of the phloem tissue. II. Bot. Review **16**, 67—114 (1950). — Diskussionsbeitrag. Huitième Congr. Internat. de Botanique, Paris, 1954. — Eschrich, W.: Beiträge zur Kenntnis der Wundsiebröhrenentwicklung bei *Impatiens Holsti*. Planta (Berl.) **43**, 37—74 (1953). — Fischer, A.: Neue Beiträge zur Kenntnis der Siebröhren. Ber. math.-phys. Kl. sächs. Akad. Wiss. 1886. — Hepton, C. E. L., R. D. Preston and G. W. Ripley: Electron microscopic observations on the structure of the sieve plates in *Cucurbita*. Nature (Lond.) **176**, 868—870 (1955). — Hill, A. W.: The histology of the sieve tubes of Angiosperms. Ann. Botany **22**, 245—290 (1908). — Höfler, K.: Über Kappenplasmolyse. Ber. dtsch. bot. Ges. **46**, (73)—(82) (1928). Huber, B.: Das Siebröhrensystem unserer Bäume und seine jahreszeitlichen Veränderungen. Jb. wiss. Bot. **88**, 176—242 (1939). — Gesichertes und Problematisches in der Wanderung der Assimilate. Ber. dtsch. bot. Ges. **59**, 181—194 (1941). Huber, B., u. E. Rouschal: Anatomische und zellphysiologische Beobachtungen am Siebröhrensystem der Bäume. Ber. dtsch. bot. Ges. **56**, 380—391 (1938). — Kinzel, H.: Über Gesetzmäßigkeiten und Anwendungsmöglichkeiten der Zellsaft-Vitalfärbung mit basischen Farbstoffen. Ber. dtsch. bot. Ges. **72**, 253—261 (1959). Lecomte, H.: Contribution à l'étude du liber des Angiospermes. Ann. Sci. natur., Bot. **10**, 193—324 (1889). — Mason, T. G., and E. Phillis: The migration of solutes. Bot. Review **3**, 47—71 (1937). — McGivern, M. J.: Mitochondria and plastids in sieve-tube cells. Amer. J. Bot. **44**, 37—48 (1957). — Meyer, A.: Das Chlorophyllkorn in chemischer, morphologischer und biologischer Beziehung. Leipzig 1883. — Mühldorf, A.: Das plasmatische Wesen der pflanzlichen Zellbrücken. Beih. bot. Zbl. **56**, 171—364 (1937). — Münch, E.: Die Stoffbewegung in der Pflanze. Jena 1930. — Preston, R. D.: The ascent of sap and the movement of soluble carbohydrates in stems of higher plants. 10th Sympos. of the Colston Res. Soc., Bristol, 24.—27. 3. 1958. Publ. by Butterworths Scientific

Publications, London, p. 366—384. — Resch, A.: Beiträge zur Cytologie des Phloems. (Entwicklungsgeschichte der Siebröhrenglieder und Geleitzellen bei *Vicia faba*.) Planta (Berl.) **44**, 75—98 (1954). — Rothert, W.: Gewebe der Pflanzen. In Handwörterbuch der Naturwissenschaft, 2. Aufl., bearb. von L. Jost. Jena: Gustav Fischer 1934. — Rouschal, E.: Untersuchungen über die Protoplasmatik und Funktion der Siebröhren. Flora (Jena) **135**, 135—200 (1941). — Salmon, J.: Differentiation des tubes criblés chez les Angiospermes: Recherches cytologiques. Imprimé Oberthur, Rennes, Mai 1947. — Schmidt, E.: Über den Plasmakörper der gegliederten Milchröhren. Bot. Z. **40**, 451—466 (1882). — Schmidt, E. W.: Bau und Funktion der Siebröhren der Angiospermen. Jena 1917. — Schneider, H.: The anatomy of peach and cherry phloem. Bull. Torrey bot. Club **72**, 137—158 (1945). — Schumacher, A.: Beitrag zur Kenntnis des Stofftransportes in dem Siebröhrensystem höherer Pflanzen. Planta (Berl.) **35**, 642—700 (1948). —Schumacher, W.: Untersuchungen über die Lokalisation der Stoffwanderung in den Leitbündeln höherer Pflanzen. Jb. wiss. Bot. **73**, 770—823 (1930). — Untersuchungen über die Wanderung des Fluoreszeins in den Siebröhren. Jb. wiss. Bot. **77**, 685—732 (1933). — Untersuchungen über die Wanderung des Fluoreszeins in den Haaren von *Cucurbita Pepo*. Jb. wiss. Bot. **82**, 507—533 (1936). — Weitere Untersuchungen über die Wanderung von Farbstoffen in den Siebröhren. Jb. wiss. Bot. **85**, 422—449 (1937). — Über die Plasmolysierbarkeit der Siebröhren. Jb. wiss. Bot. **88**, 545—553 (1939). — Schumacher, W., u. R. Kollmann: Zur Anatomie des Siebröhrenplasmas bei *Passiflora coerulea*. Ber. dtsch. bot. Ges. **72**, 176—179 (1959). — Strasburger, E.: Über den Bau und die Verrichtungen der Leitungsbahnen in den Pflanzen. Histologische Beiträge, Bd. 3. Jena 1891. — Strugger, S.: Praktikum der Zell- und Gewebsphysiologie der Pflanze. Berlin-Göttingen-Heidelberg: Springer 1949. — Wanner, H.: Die Enzyme der Glykolyse im Phloemsaft. Ber. schweiz. bot. Ges. **63**, 201—212 (1953). — Willenbrink, J.: Über die Hemmung des Stofftransportes in den Siebröhren durch lokale Inaktivierung verschiedener Atmungsenzyme. Planta (Berl.) **48**, 269—342 (1957). — Ziegler, H.: Untersuchungen über die Leitung und Sekretion der Assimilate. Planta (Berl.) **47**, 447—500 (1956). — Über die Atmung und den Stofftransport in den isolierten Leitbündeln der Blattstiele von *Heracleum Mantegazzianum*. Planta (Berl.) **51**, 186—200 (1958).

Dr. Rainer Kollmann,
Botanisches Institut der Universität Bonn a. Rh. Meckenheimer Alleé 170

Planta 54, 641—674 (1960)

Aus dem Botanischen Institut der Universität Marburg

ZUR FEINSTRUKTUR DER DRÜSEN VON *DROSOPHYLLUM LUSITANICUM*

Von

EBERHARD SCHNEPF

Mit 18 Textabbildungen

(Eingegangen am 21. Januar 1960)

I. Einleitung

Bei den elektronenmikroskopischen Untersuchungen der tierischen und pflanzlichen Zelle standen die Fragen über das Vorkommen und den Bau der einzelnen Zellkomponenten bisher im Vordergrund des Interesses; galt es doch zuerst einmal, ähnlich wie zu Beginn der intensiven Lichtmikroskopie, eine Bestandsaufnahme und Beschreibung der verschiedenen Zellteile vorzunehmen. Besonders die Untersuchungen an Pflanzen waren meist darauf beschränkt, das Protoplasma, seine Organellen und seine Produkte, z. B. die Zellwand, zu beschreiben oder verschiedene Stadien der Entwicklung festzuhalten. In einer ausführlichen Arbeit über die Feinstruktur von Wurzelmeristemzellen der Erbse gibt SITTE (1958) zugleich eine kritische Zusammenfassung der bisherigen Literatur. Von Wichtigkeit ist es nun, auch zu Aussagen über die Funktion der einzelnen Zellkomponenten zu kommen.

Aus mannigfaltigen Gründen ist die Beobachtung eines vitalen Geschehens im Elektronenmikroskop ausgeschlossen. Es lassen sich immer nur Bilder von abgetötetem, fixiertem Material erhalten. Trotzdem ist es möglich, auf Grund solcher Bilder mehr als nur morphologische Aussagen zu machen, 1. indem durch histochemische Nachweismethoden die Lokalisation von Fermenten usw. erschlossen wird, 2. indem Zellen mit spezifischer Funktion möglichst in verschiedenen Aktivitätszuständen untersucht werden. Als besonders geeignet bieten sich dafür Drüsenzellen an. In meristematischen Zellen, die bislang meist bearbeitet wurden, ist mit einem Nebeneinander sehr vieler und sehr verschiedener Vorgänge zu rechnen. Drüsenzellen sind dagegen für eine oder wenige Funktionen spezialisiert. Sie haben gegenüber normalen ausgewachsenen Zellen weiterhin den methodischen Vorteil, daß sie relativ reich an plasmatischer Substanz sind, was bei den üblichen Methoden eine gute Strukturerhaltung erleichtert.

In vorliegender Arbeit soll die Ultrastruktur der Drüsenzellen einer carnivoren Pflanze, *Drosophyllum lusitanicum*, beschrieben werden. Untersuchungen über die quantitative Verteilung der Organellen auf

die einzelnen Bezirke verschiedener Funktion sowie über ihre Veränderung nach spezifischer Reizung sind begonnen.

II. Material und Methode

1. Die Anatomie der Drüsen

Eine Reihe älterer Arbeiten befaßt sich mit der Anatomie, Physiologie und Cytologie der *Drosophyllum*-Drüsen (DARWIN 1875, GOEBEL 1891—1893, MEYER und DEWÈVRE 1894, FENNER 1904, FRANÇA 1925, QUINTANILHA 1926). Eingehendere Untersuchungen aus den letzten 30 Jahren fehlen. LLOYD faßt 1942 die bis dahin erschienene Literatur zusammen.

Drosophyllum gehört unter den Carnivoren zum Leimrutentyp. Die schmal linealen Blätter besitzen auf der Oberseite eine tiefe Furche. Sie tragen zahlreiche Drüsen von zweierlei Art, und zwar an den Flanken und auf der Unterseite gestielte, Fangschleim absondernde Drüsen; an den gleichen Stellen sowie auch auf der Blattoberseite befinden sich sitzende Drüsen. Die gestielten Drüsen bestehen aus einem schirmförmigen bis halbkugeligen Köpfchen, das auf einem mit einem Leitbündel versehenen Stiel sitzt. Ihr Bau ist ähnlich dem der *Drosera*-Tentakeln. Parallel zur gekrümmten Oberfläche befinden sich zwei Lagen plasmareicher Zellen, die als die eigentlichen Drüsenzellen angesehen werden. Die äußere Zellschicht enthält nur kleinere Vacuolen, die innere auch größere. Die großen Kerne liegen in der Mitte der Zellen. Im Inneren des Köpfchens befindet sich ein Komplex tracheidaler Elemente, der von den Drüsenzellen durch eine Endodermis-ähnliche Zell-Lage getrennt ist. Die radialen Wände dieser Zellen sind stark cutinisiert. Da sich diese Schicht bis an den Rand des Köpfchens erstreckt, trennt sie die Drüsenzellen völlig vom Stiel. Die sitzenden Drüsen sind ähnlich wie die gestielten gebaut, allerdings fehlt ihnen der Stiel. Sie werden als die eigentlichen Verdauungsdrüsen angesehen. Die gestielten Drüsen sind durch roten Zellsaft lebhaft gefärbt, den sitzenden fehlt im ungereizten Zustand diese Färbung. Die Drüsen- und „Endodermis"-Zellen führen keine Chloroplasten, wohl aber die Zellen der Übergangszone zwischen Kopf und Stiel.

2. Material

Die Versuchspflanzen standen in einem Gewächshaus und waren während der Versuchszeit (April bis Oktober 1959) in sehr gutem Zustand (lebhaftes Wachstum, reichliche Absonderung von Fangschleim). Neben *Drosophyllum lusitanicum* untersuchte ich zur Orientierung auch *Drosera capensis* und *Pinguicula bakeriana*.

3. Methode

Die meisten Beobachtungen wurden elektronenoptisch an Dünnschnitten durchgeführt. Zum Vergleich und zur Ergänzung dienten lichtmikroskopische Untersuchungen an Paraffinschnitten und lebenden Drüsen. Zur Vitalbeobachtung sind jedoch die Drüsenköpfchen wegen ihres Baues nur wenig geeignet. Für die elektronenmikroskopische Untersuchung verwendete ich junge, gerade ausgewachsene Blätter kräftiger Pflanzen und zwar Drüsen von Blatt-Teilen, die mindestens 3 cm von einem gefangenen Beutetier entfernt waren (die Reizwirkung eines Beutetieres beschränkt sich auf einen Umkreis von 1 cm, LLOYD 1942). Hiervon wurden Flächenschnitte der Blattunterseite hergestellt und sofort in das Fixiergemisch eingebracht.

Zur Fixierung diente fast ausschließlich eine gepufferte, mit 3,4% NaCl versehene Lösung von 1,1% $K_2Cr_2O_7$ mit 1% OsO_4, pH 7,5 (WOHLFAHRT-BOTTERMANN 1957). Vergleichende Untersuchungen mit reiner OsO_4-Lösung, gepufferter OsO_4-Lösung und gepufferter Formol-Lösung zeigten eine deutliche Überlegenheit des bevorzugten Gemisches.

Das Fixiergemisch drang sehr schnell in die Köpfchen ein, schon nach weniger als 1 min war eine deutliche Schwärzung zu bemerken. Eine lichtmikroskopische Untersuchung des Fixiervorganges zeigte, daß die Drüsenzellen im wesentlichen in ihrer Struktur erhalten bleiben. Dagegen zerfällt die Zentralvacuole der Stielzellen beim Zutritt des Fixierungsmittels in Einzelvacuolen. Auch die Vacuolen (und besonders der stark osmiophile Vacuoleninhalt) der „Endodermis"-Zellen bleiben in der Regel nicht in ihrer ursprünglichen Form und Lage. Die Fixierungsdauer betrug 4 Std, die Fixierungstemperatur meist etwa + 20° C, in einigen Fällen auch + 2° C.

Als Einbettungsmittel dienten Methacrylat und Vestopal W. Von zahlreichen Methacrylat-Einbettungsreihen mit vielerlei Variationen der Methode (Veränderung der Entwässerung, Einschalten von Aceton als Zwischenmedium, Veränderung des Mischungsverhältnisses der Ester, der Konzentration des Initiators, Vorpolymerisation unterschiedlicher Dauer, Veränderung der Polymerisationstemperatur usw.) war die Strukturerhaltung nur in relativ wenigen Serien befriedigend, wechselte dort aber auch von Drüse zu Drüse. Mit Vestopal war jedoch stets eine gute Darstellung der Strukturen möglich. Ein weiterer Vorteil von Vestopal ist die weitaus geringere Neigung zur Blasenbildung bei der Polymerisation. Nachteilig macht sich die schlechtere Schneidbarkeit bemerkbar. Die mit Vestopal eingebetteten Objekte zeigten in der Regel einen lockereren Bau von Cytoplasma und Organellen. Diese Unterschiede sind wohl vor allem durch die stärkere Schrumpfung der Objekte in Methacrylat verursacht.

Im folgenden sei der Gang der Einbettung geschildert, die sich bei der Verwendung von Methacrylat als die beste erwies: 20 min Waschen in Aqua dest. → 20 min Alk. 70% → 30 min Alk. 90% → 30 min Alk. 95% → 30 min Alk. abs. → 30 min Aceton p. A. wasserfrei → 30 min Methacrylat (1 Teil Methylester, 5 Teile Butylester, 1% Benzoylperoxyd) → Einbringen in Gelatinekapseln → Polymerisation bei + 60° C.

Die Monomeren von Vestopal mischen sich nicht mit Alkohol, die Entwässerung erfolgt daher über Aceton. Dabei wurde wie folgt verfahren: 60 min Waschen in Aqua dest. → 90 min Ac. 30% → 90 min Ac. 50% → 90 min Ac. 75% → 60 min Ac. 90% → 90 min Ac. p. A. wasserfrei, über $CuSO_4$ getrocknet → 10 Std 1 Teil Vestopal + 3 Teile Ac. → 5 Std 1 Teil Vestopal + 1 Teil Ac. → 7 Std. 3 Teile Vestopal + 1 Teil Ac. → 4 Std. Vestopal ohne Polymerisationszusätze → 14 Std Vestopal mit Polymerisationszusätzen, eingefüllt in Gelatinekapseln → Polymerisation bei + 60° C.

Für die Anfertigung der Dünnschnitte stand ein Ultramikrotom nach VOGELL (thermischer Vorschub, Glasmesser) zur Verfügung. Es gelangten nur Schnitte mit grauer oder silbriger Interferenz (Schnittdicke etwa 300—800 Å, BACHMANN und SITTE 1958) zur Untersuchung. Durch das Bedecken mit einer Graphitschicht sollten bei Methacrylatschnitten Bestrahlungsartefakte vermieden werden.

Die elektronenoptische Auswertung erfolgte an einem *Siemens*-ÜM 100 b-Stativ bei 80 kV. Hierbei bestanden gewisse Schwierigkeiten in der Identifizierung des abgebildeten Gewebes. Obwohl sich die Zellen der äußeren und inneren Drüsenschicht in mancher Hinsicht unterscheiden, vor allem in ihrer Vakuolisation, war eine exakte Lagebestimmung nur möglich, wenn ein Anschluß an die Epidermisaußenwand oder an „Endodermis"-Zellen gewonnen werden konnte. Bei den großen

Drüsenzellen setzt das großflächige Schnitte voraus, auch dürfen diese Bezirke nicht gerade auf einem Faden des Trägernetzes liegen. Für eine genaue Orientierung ist es ferner erforderlich, daß die Schnitte genau senkrecht zur Oberfläche des Drüsenköpfchens geführt werden. Aus diesen Gründen kann bei einem Teil der Abbildungen die genaue Lage nicht angegeben werden. Da sich jedoch, wie die Untersuchungen zeigten, die beiden Drüsenlagen nur quantitativ, nicht aber qualitativ unterscheiden, ist dieses für die vorliegende Arbeit von untergeordneter Bedeutung. Es wurden vorwiegend gestielte Drüsen untersucht. Die sitzenden Drüsen unterscheiden sich in ihrer Feinstruktur nicht wesentlich von ihnen.

III. Ergebnisse

1. Cuticula

Die außergewöhnliche Durchlässigkeit der Cuticula der Drüsenzellen wird häufig beschrieben. MEYER und DEWÈVRE (1894) beobachteten, daß der rote Farbstoff der Zellen unmittelbar nach dem Abtöten durch die Cuticula tritt. Eine wäßrige Lösung von Methylenblau färbt in weniger als 1 min die Drüsenzellen intensiv, dringt jedoch überhaupt nicht in die übrige Epidermis ein (LLOYD 1942). Bei Messungen der Intensität der Fangschleimsekretion konnte ich feststellen, daß bei einer Temperatur von $+28^0$ C in 1 Std durchschnittlich etwa 65 μ^3 Schleim durch 1 μ^2 Drüsenoberfläche tritt. Extremwerte lagen bei 180 μ^3/μ^2. Diese Werte reichen fast an die heran, die für die Wasseraufnahme von Wurzeln bekannt sind, d.h. von Organen ohne Cuticula (vgl. KRAMER 1956, S. 141).

Es ist deshalb nicht erstaunlich, daß die Frage nach der Existenz von Poren in der Drüsencuticula immer wieder aufgeworfen wurde. HABERLANDT (1901) fand nach Eau de Javelle-Behandlung die Cuticula in Aufsicht fein punktiert und beobachtete bei Schnitten eine feine Querstreifung. Er schließt hieraus auf Poren. FENNER (1904) kommt nach Färbungsversuchen mit Chlorzinkjod zu dem gleichen Ergebnis. Andere Autoren, z.B. MEYER und DEWÈVRE (1894) können trotz intensiver Bemühungen Poren nicht mit Sicherheit nachweisen, und LLOYD (1942) konnte die Porennachweise nicht reproduzieren. Bei meinen elektronenoptischen Untersuchungen widmete ich daher der Cuticula besondere Beachtung.

Elektronenoptische Untersuchungen über die Porosität pflanzlicher Cuticulae brachten bisher recht verschiedene Ergebnisse. Die meisten Autoren verneinen die Existenz von Poren. Mit konzentrierter Schwefelsäure isolierte und direkt durchstrahlte Cuticulae der Drüsenzellen von *Drosophyllum* besitzen ebenfalls keine nachweisbaren Poren. Allerdings treten häufig bei unvorsichtiger Präparation und zu intensiver Bestrahlung Löcher auf, die aber leicht als Artefakte erkennbar sind.

Querschnitte durch die Cuticula zeigen im elektronenmikroskopischen Bild ebenfalls keine Poren. Da aber die Objekte nur im entwässerten

Zustand untersucht werden können, ist es denkbar, daß sehr feine Kanälchen wegen der Schrumpfung der Cuticula nicht mehr sichtbar werden. Häufig treten Schnittartefakte in Form von Querkanälen auf. Sie können jedoch leicht als solche erkannt werden, da sie nur in sehr dünnen Schnitten vorkommen und in Beziehung zur Schnittrichtung stehen. Ähnlich wie Lipoidtropfen, Nucleoli usw. ist die stark osmiophile Cuticula schwer schneidbar und neigt zu Falten- und Rißbildungen (Abb. 1a).

An Abbildungen sehr dünner Schnitte mit guter Auflösung wird eine feine Schichtenstruktur in der Cuticula sichtbar (Abb. 1a und b). Dunklere Lagen von etwa 35 Å Dicke wechseln mit helleren Lagen von etwa 200 Å Dicke. Die äußere Begrenzung wird durch eine besonders kräftige dunkle Lage gebildet. Nach innen zu ist die Cuticula mit der Zellulosewand auffällig verzahnt. Wie die Durchstrahlung isolierter Cuticulae zeigte, handelt es sich um leistenförmige Verdickungen.

Die Kontrastunterschiede zwischen den hellen und den dunklen Lagen sind nur gering. Daher lassen sich die Schichten häufig nicht weiter verfolgen. Hilkenbäumer (1958) beschreibt einen ähnlichen Schichtenbau bei Cuticulae von Apfelfrüchten. Er führt ihn auf geordnete Ablagerungen von Stoffen mit und ohne ungesättigte Doppelbindungen zurück. Bauer (1956) fand bei den Cuticulae von Moosblättchen einen Bau aus 2 Schichten, die sich unter Umständen sogar mechanisch trennen ließen.

Lloyd (1942) beobachtete lichtmikroskopisch an der Cuticula von *Drosera*-Drüsen kleine Plättchen, die er für abgelöste Cuticulastückchen hielt; die elektronenoptischen Befunde über den Schichtenbau der Cuticula der *Drosophyllum*-Drüsen bestärken diese Auffassung.

2. Zellwand

Die Zellwände der *Drosophyllum*-Drüsen besitzen größere und kleinere leistenförmige Auflagerungen. Die größeren sind besonders auffällig. Sie sitzen vor allem an der Innenseite der Außenwände und an den radialen Wänden der äußeren Drüsenschicht und zerlegen ihre Zell-Lumina in einzelne, untereinander in Verbindung stehende Räume (vgl. Fenner 1904, Abb. XII 6 und 7).

Im elektronenoptischen Bild fallen als weitere, sehr viel feinere Gliederung der Zellwand zahlreiche Protuberanzen auf (Abb. 2). Sie bestehen offensichtlich aus dem gleichen Material wie die Zellwand, sind allerdings häufig etwas stärker kontrastiert. Es handelt sich teilweise um einfache Zapfen bzw. Leisten, teilweise aber auch um Vorsprünge, die wiederum in sich gegliedert sind und die so die Oberfläche der Zellwand auf das Vielfache vergrößern. Die Intensität dieser Protuberanzenbildung ist sehr unterschiedlich. Eine besonders starke Aufgliederung ist an und in der Nähe der Wände zwischen den äußeren und inneren Drüsenzellen zu finden. Sie ist besonders gering in den äußeren Teilen der äußeren Drüsenzellen. Die Wände der „Endodermis"-Zellen und der

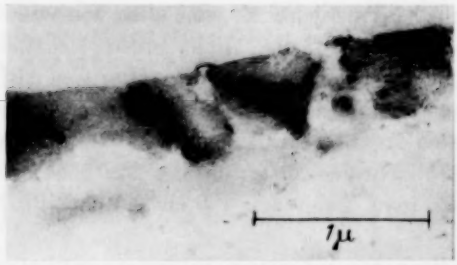

Abb. 1 a

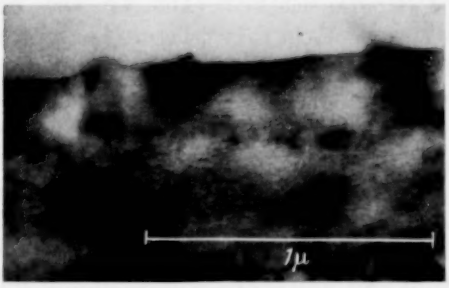

Abb. 1 b

Abb. 2

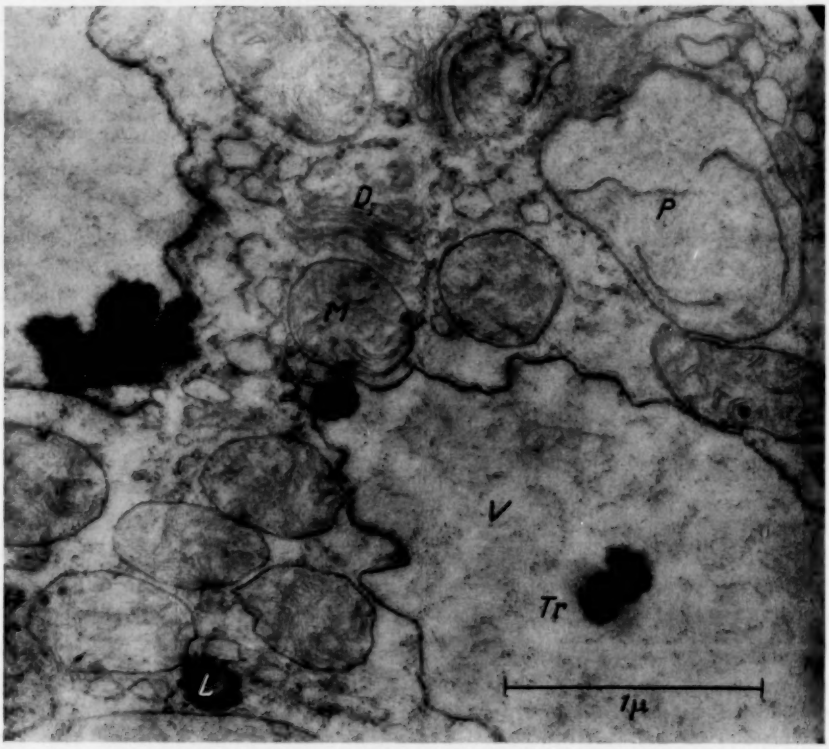

Abb. 3

Abb. 1—3. (Unterschriften auf gegenüberliegender Seite)

Chloroplasten-führenden Übergangszellen zwischen Köpfchen und Stiel besitzen diese Wanddifferenzierungen nicht. An den Wänden zwischen den inneren Drüsenzellen und der „Endodermis" haben nur die Wandhälften der Drüsenzellen Protuberanzen (Abb. 5). Möglicherweise waren es solche Vorstülpungen bzw. von ihnen teilweise eingeschlossene plasmatische Räume, von denen FRANÇA (1925) getäuscht wurde, als er feine Kanälchen *in* den Zellwänden beschrieb.

3. Grundplasma

Die ungereizten Drüsenzellen von *Drosophyllum* zeigen im wesentlichen einen Aufbau aus den gleichen Komponenten, die von zahlreichen Untersuchungen tierischer und pflanzlicher Zellen bekannt sind. Neben den lichtmikroskopisch bereits wohlbekannten Zellkernen, Plastiden, Mitochondrien, Vacuolen, Lipoidtropfen findet man elektronenmikroskopisch noch Dictyosomen (Elemente des lichtmikroskopisch lange umstrittenen Golgi-Apparates), sehr kleine „Vacuolen" und „Zisternen" (Elemente des endoplasmatischen Reticulums, das lichtmikroskopisch bisher nur in günstigen Fällen nachgewiesen wurde), die Plasmagrenzschichten sowie eine granuläre Komponente, die Mikrosomen (Abb. 3).

SITTE (1958) definiert mit „Grundplasma" aus Zweckmäßigkeitsgründen alles das, was vom lebenden Zellkörper übrigbleibt, wenn man von den eigentlichen lichtmikroskopischen Zelleinschlüssen absieht. Dieses besteht demnach aus den Mikrosomen und den Elementen des endoplasmatischen Reticulums, die in ein Hyaloplasma im elektronenmikroskopischen Sinne (STRUGGER 1957a) eingebettet sind. Die Dichte nachweisbarer Strukturen kann von Zelle zu Zelle stark schwanken; sie ist in der Regel bei Vestopalschnitten geringer, wohl eine Folge der geringeren Schrumpfung.

a) Hyaloplasma und Mikrosomen. Das Hyaloplasma ist elektronenoptisch weitgehend leer. Stellenweise finden sich schwach osmiophile Gerinnsel wechselnder Struktur, meist fädig-netzig, doch auch körnig. Es erscheint mir unwahrscheinlich, daß diese Struktur reell ist. Deshalb lassen sich keine Aussagen über den Bau des Hyaloplasmas machen. SITTE (1958) vermutet im Hyaloplasma ein im nativen Zustand wasserreiches, lipoidarmes Protein, die eigentliche Grundsubstanz des Cytoplasmas. Die Mikrosomen bilden nur das basophile Element darin.

Abb. 1a. Gestielte Drüse. Cuticula der Drüsenzelle mit artifiziellen „Poren". Aufbau aus Schichten von Stoffen verschiedener Osmiophilie. Methacrylat. Elt. opt. 7500 ×, Endvergr. 23000 ×

Abb. 1b. Gestielte Drüse. Cuticula der Drüsenzelle mit Aufbau aus Schichten von Stoffen verschiedener Osmiophilie. Methacrylat. Elt. opt. 7500 ×, Endvergr. 37000 ×

Abb. 2. Gestielte Drüse, äußere/innere Drüsenzelle. Zellwand mit Protuberanzen. Methacrylat. Elt. opt. 7500 ×, Endvergr. 16000 ×

Abb. 3. Gestielte Drüse, innere Drüsenzelle. Mitochondrien (*M*), Vacuolen (*V*) mit osmiophilen Granula (*Tr*), Leukoplast (*P*), Dictyosomen (*D*), Lipoidtropfen (*L*), eingebettet in ein „Grundplasma" aus vesiculären (Elemente des endoplasmatischen Reticulums bzw. Golgi-Bläschen) und granulären (Mikrosomen) Komponenten. Vestopal. Elt. opt. 15000 ×, Endvergr. 33000 ×

Abb. 4. (Unterschrift auf gegenüberliegender Seite)

Diese Granula finden sich in den *Drosophyllum*-Drüsen meist zerstreut im Hyaloplasma, teilweise auch an Membranen (die α-Cytomembranen im Sinne SJÖSTRANDs) angeheftet. Nicht selten liegen sie in Gruppen zusammen (Abb. 3). Diese Komplexe sind aber offensichtlich keine Anschnitte schraubig gewundener „Cytonemata" (STRUGGER 1957a), zumindest in der Mehrzahl der Fälle, da nie ganze Schrauben gesehen wurden, was bei den Proportionen zwischen Schnitt- und Schraubendicke vorkommen müßte. Vor allem konnten nie senkrecht vom Tonoplasten und den Mitochondrienmembranen abstehende „Cytonemata" gefunden werden (vgl. auch die Diskussion bei SITTE 1958).

Die Mikrosomen sind kugelige bis kurz stäbchenförmige, osmiophile Gebilde, bei denen ein heller Kern von einer dunkleren Hülle umgeben zu sein scheint (Anlagerungsartefakt ?) (Abb. 4). Sie bestehen zu einem hohen Prozentsatz aus RNS, wie kombinierte morphologische und biochemische Untersuchungen zeigten (PALADE und SIEKEVITZ 1956), sind aber nicht mit der „Mikrosomenfraktion" der Biochemiker identisch. In dieser finden sich außerdem noch Trümmer des endoplasmatischen Reticulums.

b) Endoplasmatisches Reticulum. Besonders in tierischen Drüsen (Übersicht bei PALADE 1956), aber auch in pflanzlichen Zellen (HODGE u. Mitarb. 1956, HEITZ 1957c u. a. m.) findet sich ein wohlorganisiertes endoplasmatisches Reticulum. Es besteht aus Systemen meist flacher, miteinander kommunizierender Hohlräume („Zisternen"). Ihre Membranen sind mitunter auch weitgehend parallelisiert und dann als „Ergastoplasma" unter Umständen auch lichtmikroskopisch vital nachweisbar. Die Membranen sind dann meist α-Cytomembranen (= „rough surfaced"), d.h. ihre dem Grundplasma zugekehrte Seite ist dicht mit Mikrosomen besetzt. Bei nicht so extremer Ausbildung des endoplasmatischen Reticulums liegen die Membranen häufig in ihrer „smooth surfaced" Form vor, hier fehlen die Mikrosomen.

Allgemeine Anerkennung hat die Auffassung gefunden, daß die Kernmembran ebenfalls eine besondere Differenzierung des endoplasmatischen Reticulums ist (WATSON 1955). Eine Anzahl von Autoren (vgl. die Zusammenfassung von ROBERTSON 1957) sieht auch die Plasmagrenzschichten als eine solche an. Nach PALADE (1956) sollte das endoplasmatische Reticulum nicht als ein einfaches Zellorganell, sondern als ein komplexes System mit mannigfaltigen Organellen und Apparaten betrachtet werden.

In den ungereizten Drüsenzellen von *Drosophyllum* erscheint das endoplasmatische Reticulum vorwiegend in Form von zahlreichen kleinen Bläschen unterschiedlicher Form und Größe (Abb. 3 und 4). Kanälchen und Zisternen sind nur selten sicher auszumachen. Die Bläschen scheinen demnach nicht oder nur selten miteinander zu kommunizieren. Es liegt also wahrscheinlich, streng genommen, gar kein „Reticulum"

Abb. 4. Gestielte Drüse, äußere Drüsenzelle. Kern (*N*) mit Kernmembran (*NM*), bei → Pore, bei ↔ lokale Erweiterung der „Zisterne", bei ⇒ erscheint die Einzellamelle doppelt konturiert, Vacuolen (*V*), vesiculäre Elemente des endoplasmatischen Reticulums bzw. Golgi-Bläschen (*B*), dazwischen Mikrosomen. Vestopal. Elt. opt. 15000 ×, Endvergr. 75000 ×

vor. Möglicherweise handelt es sich bei einem Teil dieser Bläschen auch um Elemente des Golgi-Apparates (s. S. 662), der aber von einigen Autoren seinerseits ebenfalls als Komponente des endoplasmatischen Reticulums — im weiteren Sinne — angesehen wird.

Diese vesiculären Elemente sind, ähnlich wie die granulären, offensichtlich regellos im Plasma verstreut. Die Membran der Bläschen hat eine Dicke von etwa 60 Å. Bei sehr guter Auflösung zeigt sie sich fein doppelt konturiert (Abb. 4). Der Besatz mit Mikrosomen fehlt in ungereizten Drüsenzellen oder ist sehr spärlich. Die Bläschen erscheinen innen teilweise leer. Häufig finden sich allerdings osmiophile Niederschläge stark wechselnder Größe und Form (Abb. 5), eine Besonderheit, die beim typischen endoplasmatischen Reticulum nicht auftritt.

Durch ihren Aufbau und (selten) durch ihren Besatz mit Mikrosomen erweist sich die Kernmembran auch bei *Drosophyllum* als eine Komponente des endoplasmatischen Reticulums. Ein direkter Zusammenhang mit anderen Elementen des endoplasmatischen Reticulums, wie ihn für die Pflanzenzelle z. B. LANCE (1958) abbildet, konnte jedoch bisher nicht gefunden werden.

Die Kernmembran entspricht einer Zisterne des endoplasmatischen Reticulums, d. h. 2 Membranen, je etwa 60 Å dick (in günstigen Fällen wie die Membran der Bläschen als doppelte Kontur erscheinend), sind durch einen elektronenoptisch leeren Raum voneinander getrennt. Der Abstand beider Membranen wechselt (Abb. 4 und 7). Er beträgt meist etwa 100 Å, doch treten auch blasige Erweiterungen auf, möglicherweise Artefakte, da die einzelnen Membranen semipermeabel sein sollen (PALADE 1955).

An einigen Stellen ist das Membranpaar von Poren durchbrochen; die beiden osmiophilen Schichten fusionieren miteinander. Im Gegensatz zu den Befunden SITTES (1958) an *Pisum*, jedoch in Übereinstimmung mit LANCE (1957, *Chrysanthemum*), handelt es sich bei *Drosophyllum*, ähnlich wie bei den meisten tierischen Objekten um echte Poren (Abb. 4 und 7). Von den Poren aus zieht sich in den Kern der von WATSON (1959) beschriebene Intranuclearkanal. Bisher konnte ich diese Poren nur im Querschnitt abbilden, demzufolge schwanken die gemessenen Werte für den Durchmesser beträchtlich. Sie erreichen maximal etwa 800 Å. Die häufig beschriebenen „Annuli", kreisförmig angeordnete Mikrosomen um die Pore, konnten bisher nicht gefunden werden. Häufig beobachtet man in den Poren, im Intranuclearkanal und im Plasma vor der Pore eine schwach osmiophile, flockige Substanz, das „Kanalmaterial" (nach WATSON 1959), jedoch keine Mikrosomen.

4. Plasmagrenzschichten und Vacuolen

Dem Feinbau der Plasmagrenzschichten, Plasmalemma und Tonoplast, wird in vielen elektronenmikroskopischen Arbeiten besondere

Beachtung geschenkt. Handelt es sich doch hierbei um Strukturen, die auf das engste mit den Problemen der Permeabilität, der Stoffaufnahme usw. verknüpft sind. Allgemein wird angenommen, daß es sich um komplexe Gebilde handelt, die vorwiegend aus Lipoiden und Proteinen bestehen (Frey-Wyssling 1953). Über den Aufbau im einzelnen herrscht aber noch keine Klarheit. Es fragt sich auch, ob Plasmalemma und Tonoplast eine identische Struktur besitzen. Eine Reihe physiologischer Befunde sprechen dagegen (Literatur bei Stadelmann 1956). Elektronenmikroskopische Untersuchungen vermochten bisher nicht, wesentliche Aufklärungen zu bringen. Sitte (1958) bildet eine einfache, osmiophile Membran von etwa 75 Å Dicke als Plasmagrenzschicht gegen Zellwand und Vacuole ab, teilt aber mit, daß sich nach einigen Bildern außerhalb der osmiophilen Schicht des Plasmalemmas noch eine proteinische Lage befinden soll. Auch von Tonoplasten wird mitunter eine Zweischichtigkeit angegeben, jedoch nicht abgebildet (Kaufmann und De 1956). v. Wettstein (1957) beschreibt den Tonoplasten als doppelte Punktreihe von 300 Å Dicke. Nach Buvat (1958) ist bei *Elodea* und nach Lance (1958) bei *Chrysanthemum* das Plasmalemma eine doppelte, der Tonoplast dagegen eine einfache Membran.

Bei den Zellen der Drüsenköpfchen von *Drosophyllum* sind die Befunde je nach Einbettungsmittel etwas verschieden. Bei Methacrylat-Schnitten entspricht das Bild von Tonoplast und Plasmalemma dem von Sitte und den meisten anderen Autoren beschriebenen, es erscheint eine einfache, osmiophile Membran. Bei der Verwendung von Vestopal als Einbettungsmittel läßt sich jedoch klar erkennen, daß die Plasmagrenzschichten aus zwei osmiophilen Schichten bestehen, die durch eine hellere Schicht voneinander getrennt werden (Abb. 4—7, 8c). Dabei wird ein Aufbau deutlich, der wesentlich von den oft abgebildeten „Doppelmembranen" (Mitochondrienmembran, Plastidenmembran usw.) und von der Feinstruktur der Cristae mitochondriales (Freeman 1956) abweicht, denn die dem Cytoplasma abgekehrte Schicht, also die eigentliche Grenzschicht gegen Zellwand bzw. Vacuole, ist deutlich dicker (etwa 35 Å) und stärker kontrastiert als die dem Cytoplasma zugekehrte osmiophile Schicht (Dicke etwa 25 Å). Die helle Zwischenschicht ist ebenfalls etwa 25 Å dick. Ein ähnlicher Bau ist bei dem Plasmalemma der Abbildungen von Buvat (1958) und Lance (1958) zu erkennen.

Die Struktur des Plasmalemmas ist, besonders wenn es sich etwas von der Zellwand abgehoben hat, in der Regel deutlicher als die des Tonoplasten, denn häufig legt sich ein feinkörniger Vacuoleninhalt dicht an den Tonoplasten und verwischt so die Klarheit der Strukturen. Das ist — zusammen mit der Verwendung von Methacrylat als Einbettungsmittel — wahrscheinlich auch der Grund, weshalb Buvat und Lance den Tonoplasten nur einschichtig finden.

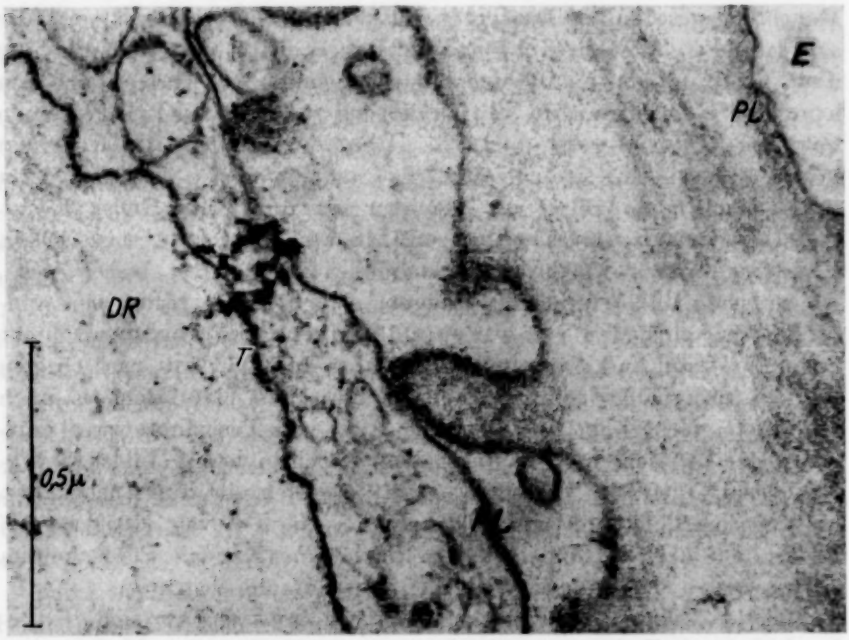

Abb. 5

Abb. 6

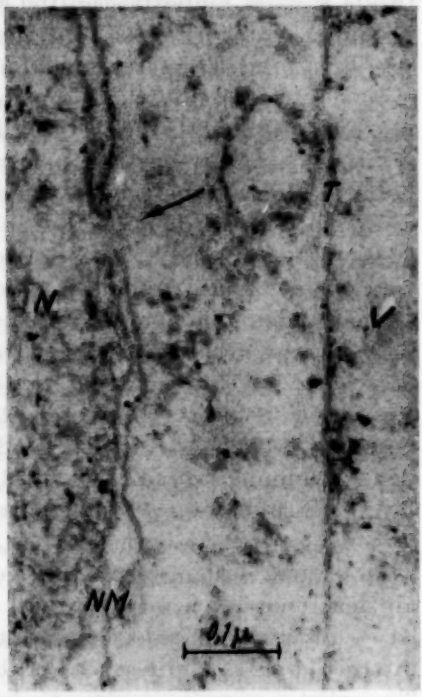

Abb. 7

Abb. 5—7. (Unterschriften auf gegenüberliegender Seite)

Bei *Drosophyllum* tritt dieser eigenartige Membranbau bei beiden Plasmagrenzschichten auf, und nur bei diesen. Die meist kleineren, zahlreich im Cytoplasma zu findenden, bläschenförmigen Komponenten des endoplasmatischen Reticulums besitzen eine dünnere, weniger osmiophile Membran (die in günstigen Fällen allerdings auch fein gedoppelt erscheint, wobei dann aber die beiden osmiophilen Schichten gleich dick sind und der Gesamtkontrast weniger stark ist, vgl. S. 650 und Abb. 4 und 5). Auch die Golgi-Bläschen (s. S. 662) besitzen eine feinere Membran. Eine Verwechselung zwischen der doppelten Kernmembran und den Plasmagrenzschichten ist ebenfalls ausgeschlossen (Abb. 4 und 7, vgl. aber das Zellschema, Abb. 11, von BUVAT 1958).

Auf Grund seiner elektronenmikroskopischen Untersuchungen an verschiedenen pflanzlichen Objekten kommt BUVAT (1957b, 1958) zu dem Schluß, daß die echten Vacuolen „ergastoplasmatischer" Natur sind, vergrößerte, abgerundete „Zisternen" des endoplasmatischen Reticulums. Einige der von BUVAT abgebildeten „Vacuolen" sind meines Erachtens nur lokale (artefiziell angeschwollene?) Erweiterungen von Zisternen des endoplasmatischen Reticulums, bei anderen Abbildungen scheint teilweise die („echte"!) Vacuole zipfelige Fortsätze zu haben, teilweise treten (deutlich weniger kontrastiert) echte Elemente des endoplasmatischen Reticulums bis nahe an den Tonoplast.

Auch bei meinen Untersuchungen zeigten sich mitunter kleine Bläschen oder sogar sehr flache, unregelmäßige, „zisternen"-ähnliche Gebilde, die sich durch ihre Membran als „echte" Vacuolen zu erkennen gaben. Die Gefahr einer Verwechselung zwischen „echten" Vacuolen und Elementen des endoplasmatischen Reticulums besteht jedoch, besonders bei Methacrylatschnitten. Es ist aber grundsätzlich möglich, zumindest bei *Drosophyllum*, durch die Verwendung von Vestopal als Einbettungsmittel die „echten" Vacuolen von anderen vacuolenartigen Gebilden eindeutig zu unterscheiden, ein Zeichen seiner Überlegenheit bei der Darstellung feinster Strukturen (geringe Beeinflussung der Schnittoberfläche beim Bestrahlen, geringere Schrumpfung). Es konnte festgestellt werden, daß der beschriebene Bau der Plasmagrenzschichten keine Besonderheit der Drüsenzellen ist, sondern auch für die „Endodermis"-Zellen und für die Chloroplasten-führenden Zellen der Übergangszone zwischen Köpfchen und Stiel charakteristisch ist.

Die Drüsenzellen besitzen Vacuolen sehr verschiedener Größe. Die inneren Zellen sind stärker vacuolisiert als die äußeren, letztere haben besonders viele Vacuolen dicht unter der Epidermisaußenwand.

Die Vacuolen erscheinen teilweise relativ leer (Abb. 9), jedoch findet man osmiophile Niederschläge nicht selten. Am auffälligsten sind mehr oder weniger große, stark kontrastierte Gebilde von meist kugeliger Gestalt, doch auch Aggregate von Kugeln und anderen Formen (Abb. 3, 4).

Abb. 5. Gestielte Drüse, innere Drüsenzelle (*DR*)/„Endodermis"-Zelle (*E*). Plasmalemma (*PL*), Tonoplast (*T*), Zellwand mit Protuberanzen zur Drüsenzelle hin, vesiculäre Elemente des endoplasmatischen Reticulums bzw. Golgi-Bläschen. Vestopal. Elt. opt. 7500 ×, Endvergr. 75000 ×

Abb. 6. Gestielte Drüse, innere Drüsenzelle. Von der Zellwand (*W*) abgelöstes Plasmalemma (*PL*). Vestopal. Elt. opt. 15000 ×, Endvergr. 120000 ×

Abb. 7. Sitzende Drüse, innere (?) Drüsenzelle. Tonoplast (*T*), Vacuole (*V*), Kern (*N*) mit Kernmembran (*NM*), bei → Pore. Vestopal. Elt. opt. 15000 ×, Endvergr. 120000 ×

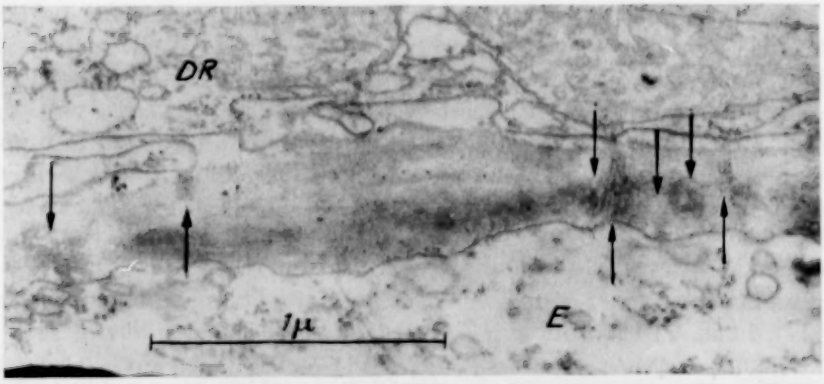

Abb. 8a

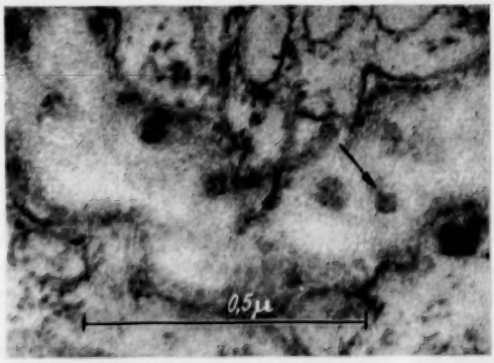

Abb. 8b

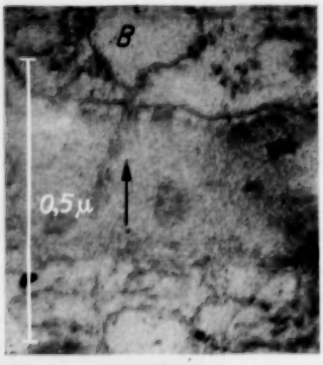

Abb. 8c

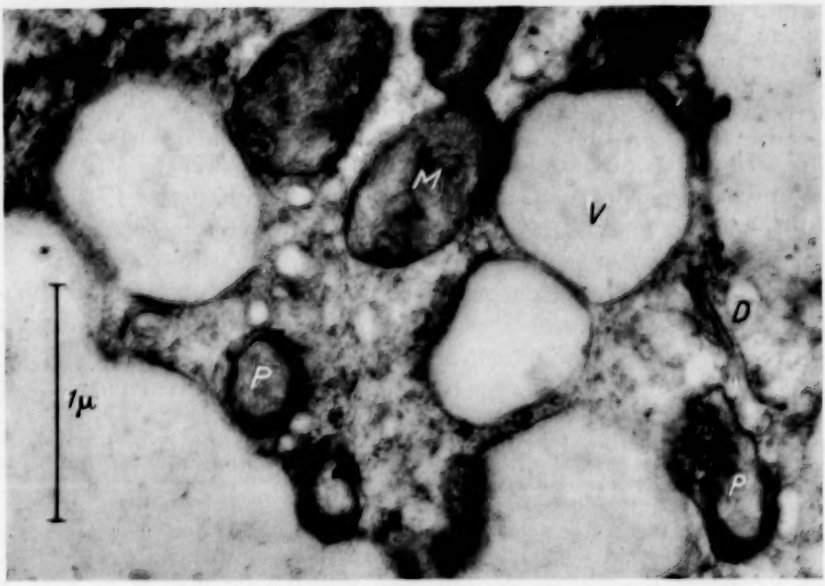

Abb. 9

Abb. 8 u. 9. (Unterschriften auf gegenüberliegender Seite)

Die größeren von ihnen kann man lichtmikroskopisch nach Osmiumfixierung im Paraffinschnitt gut erkennen. Besonders inhaltsreich erscheinen die Vacuolen der äußeren Drüsenlage dicht unter der Epidermisaußenwand.

Neben diesen stark osmiophilen Niederschlägen mit wahrscheinlich granulärer Struktur findet man schwächer kontrastierte, mehr flockige Gerinnsel verstreut in den Vacuolen, besonders in den größeren. Ähnliche Gebilde sind auch zwischen Plasmalemma und Zellwand zu beobachten, an Stellen, wo sich die Plasmagrenzschicht (artifiziell?) etwas abgehoben hat (Abb. 5). Diese Flocken liegen oft besonders dicht am Tonoplasten. Wahrscheinlich handelt es sich hierbei um Coagulate wasserlöslicher Zellsaftkomponenten, und die stärker osmiophilen Tropfen sind möglicherweise Sekrete.

5. *Plasmodesmen*

Plasmodesmen sind elektronenoptisch in letzter Zeit mehrfach dargestellt worden. Die detailliertesten Vorstellungen über ihren Bau entwickelt Buvat (1957a, 1958). Danach sind die Kanäle von dem doppelt konturierten Plasmalemma ausgekleidet. Im Inneren ist oft eine feine Längsstreifung zu beobachten. An der Mündung in das Plasma findet sich häufig ein „Ring" stärker kontrastierter Substanz in Zusammenhang mit dem Plasmalemma. Elemente des endoplasmatischen Reticulums ziehen durch die Kanäle.

Die bisherigen elektronenmikroskopischen Untersuchungen an Plasmodesmen wurden vorwiegend an meristematischen Zellen durchgeführt. Bei diesen ist mit einer großen Dichte der Plasmaverbindungen zu rechnen. Im Verlauf der Zellstreckung nimmt sie stark ab. Deshalb fand ich bei meinen Untersuchungen nur selten Plasmodesmen, und diese waren nicht optimal längs geschnitten. Ihr Durchmesser beträgt etwa 350 Å. Bei einer Schnittdicke von etwa 300—800 Å ist bei Längsschnitten damit zu rechnen, daß ein Plasmodesmos ganz oder mit einem großen Teil seiner Dicke im Schnitt liegt. Wegen der großen Schärfentiefe des Elektronenmikroskopes wird also bei Längsschnitten durch das röhrenförmige Gebilde nicht mit sehr deutlich abgebildeten Einzelheiten zu rechnen sein.

Die bei *Drosophyllum* erhaltenen Bilder (Abb. 8a—c) lassen trotzdem eine Reihe von Aussagen zu. Das als „Doppelmembran" ausgebildete

Abb. 8a. Gestielte Drüse, innere Drüsenzelle (*DR*)/„Endodermis"-Zelle (*E*). Schräg längs geschnittene Plasmodesmen (Pfeile). Vestopal. Elt. opt. 7500 ×, Endvergr. 37000 ×

Abb. 8b Gestielte Drüse, innere Drüsenzelle. Plasmodesmen schräg quer geschnitten. Bei dem mit Pfeil bezeichneten Plasmodesmos ist als äußere Begrenzung das doppelt konturierte Plasmalemma deutlich (etwas vom Plasmodesmenkanal abgehoben), innen ein feiner Kanal des endoplasmatischen Reticulums. Vestopal. Elt. opt. 7500 × Endvergr. 75000 ×

Abb. 8c. Gestielte Drüse, innere Drüsenzelle. Plasmodesmen schräg längs geschnitten. In den mit Pfeil bezeichneten Plasmodesmos zieht ein feiner Kanal eines Bläschens (*B*) des endoplasmatischen Reticulums. Vestopal. Elt. opt. 7500 ×, Endvergr. 75000 ×

Abb. 9. Gestielte Drüse, innere Drüsenzelle. Mitochondrien (*M*), Vacuolen (*V*), Dictyosom (*D*), Leukoplasten (*P*), der rechts unten mit Prolamellarkörper. Methacrylat. Elt. opt. 7500 ×, Endvergr. 31000 ×

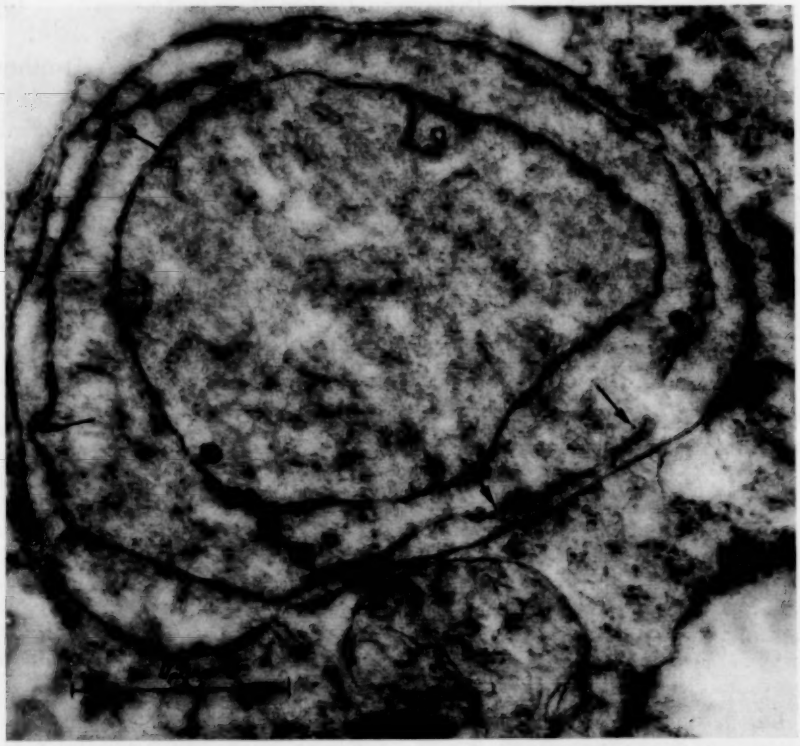

Abb. 10

Abb. 11 a

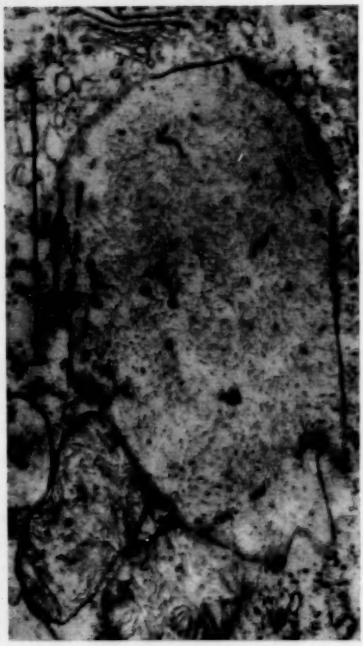

Abb. 11 b

Abb. 10 u. 11. (Unterschriften auf gegenüberliegender Seite)

Plasmalemma kleidet auch die Plasmodesmen-Kanäle aus (Abb. 8b). In das Innere dieser Kanälchen ziehen röhrenförmige Fortsätze von Elementen des endoplasmatischen Reticulums (Abb. 8c). Mikrosomen wurden in den Plasmodesmen nie beobachtet.

Diese Befunde stimmen gut mit den Ergebnissen von BUVAT überein. Durch die Plasmodesmen kommuniziert also das endoplasmatische Reticulum der einzelnen Zellen, der pflanzliche Organismus ist ein Syncytium und die Zellwände sind weniger Scheidewände als mechanische Stützen.

Besondere Beachtung widmete ich der Frage, ob sich plasmodesmenähnliche Gebilde, Ektodesmen, in den Epidermisaußenwänden finden. Wie in früheren Untersuchungen an anderen Objekten (SCHNEPF 1959) gelang es nicht, diese Strukturen mit den eingangs beschriebenen Methoden darzustellen. Die üblichen lichtmikroskopischen Nachweisverfahren versagen bei den dünnen Außenwänden der Drüsenzellen ebenfalls [vgl. die Mißerfolge von LAMBERTZ (1954) bei den Drüsenköpfchen von *Drosera capensis*]. Ein Nachweis der Nichtexistenz ist meines Erachtens erst dann gegeben, wenn gezeigt werden kann, daß das Plasmalemma der Außenwand lückenlos anliegt und sich nicht in sie hineinstreckt. Diese Frage kann aber vorerst noch nicht beantwortet werden.

6. Mitochondrien

Die Feinstruktur der Mitochondrien in den Drüsenzellen von *Drosophyllum* zeigt, verglichen mit den bekannten Bildern pflanzlicher Mitochondrien (z. B. HEITZ 1957a, b; SITTE 1958) keine Besonderheiten (Abb. 3, 4, 9, 10). Es handelt sich um ovale bis wurstförmige Gebilde, die regellos im Cytoplasma verteilt liegen und von einer Doppelmembran umgeben sind. Die innere Membran bildet nach innen geschlossene Aussackungen, die morphologisch zwischen den Cristae mitochondriales (vorwiegend bei Wirbeltieren) und den Tubuli m. (vorwiegend bei Protozoen) stehen und die wohl am besten nach SITTE als Sacculi m. bezeichnet werden. Die Zahl und Anordnung der Sacculi ist recht veränderlich. Ihre Dichte ist bei den Mitochondrien der Drüsenzellen für pflanzliche Objekte relativ groß, was auf eine hohe Stoffwechselaktivität schließen läßt. Die Mitochondrien der Stielzellen besitzen weniger Innenstrukturen (Abb. 13).

Abb. 10. Gestielte Drüse, innere (?) Drüsenzelle. Leukoplast mit konzentrischen inneren Membranen; mit Pfeil bezeichnet: Fusion von innerer und äußerer Membran. Methacrylat. Elt. opt. 15000 ×, Endvergr. 56000 ×

Abb. 11a. Gestielte Drüse, äußere Drüsenzelle. Leukoplasten mit tubulären Elementen. Methacrylat. Elt. opt. 7500 ×, Endvergr. 29000 ×

Abb. 11b. Gestielte Drüse, äußere Drüsenzelle. Leukoplast mit Anschnitten tubulärer Elemente. Vestopal. Elt. opt. 15000 ×, Endvergr. 37000 ×

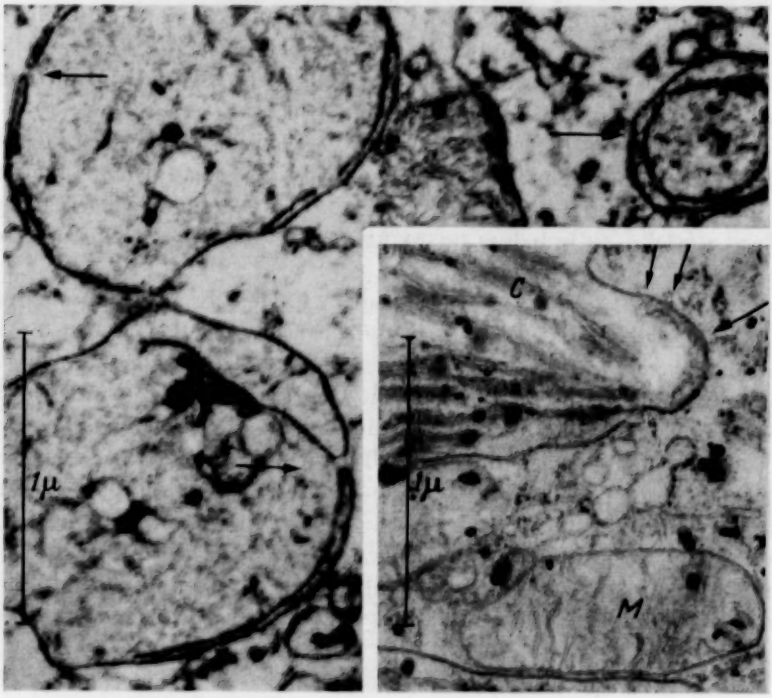

Abb. 12a

Abb. 13

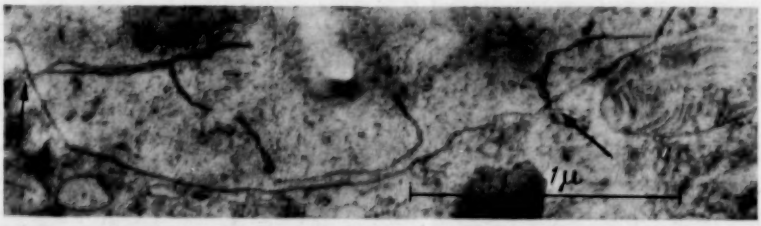

Abb. 12b

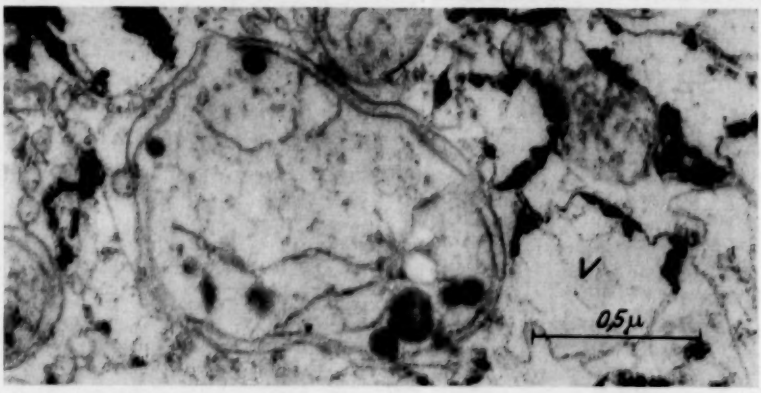

Abb. 14

Abb. 12—14. (Unterschriften auf gegenüberliegender Seite)

7. *Plastiden*

Wie die Untersuchung der Drüsenköpfchen ergab, besitzen die Zellen, die den Übergang zwischen Stiel und Kopf vermitteln, normal ausgebildete Chloroplasten, während die Drüsen- und die „Endodermis"-Zellen Leukoplasten führen. Die Leukoplasten liegen bevorzugt in der Nähe des Kernes, kommen aber auch in anderen Teilen der Zellen vor. Eine Chlorophyllfluorescenz konnte bei ihnen nicht festgestellt werden. Sie sind unregelmäßig amöboid geformt, oft oval, maximal etwa 5 μ, selten jedoch über 2 μ lang und enthalten keine Stärke. Ihre Begrenzung bildet eine doppelt konturierte Membran von etwa 110 Å Dicke; die beiden dunklen Schichten sind etwa 40 Å dick, die hellere Zwischenschicht 30 Å (Abb. 10). In ihrem Inneren beobachtet man eine elektronenoptisch mäßig dichte Grundsubstanz (die Struktur ist netzigflockig, wohl artifiziell), ferner mehrere charakteristische Strukturelemente. Durch ihre Größe, Form und ihren Inhalt unterscheiden sie sich deutlich von den Mitochondrien.

Der Bau der Leukoplasten ist sehr mannigfaltig. Sehr verbreitet ist ein Typ, der den z. B. von Heitz (1957a) im Wurzelmeristem von *Vicia faba* gefundenen Proplastiden sehr ähnlich ist. Bei dieser Form erstrecken sich unregelmäßig einzelne Lamellen durch die Matrix, doppelt konturiert und von ähnlicher Struktur wie die Plastidenmembran, jedoch häufig etwas blasig erweitert (Abb. 3). Häufig laufen diese Lamellen der Außenmembran parallel und bilden manchmal sogar einen konzentrischen, geschlossenen Ring (Abb. 9, 10, 11a, 14). In Extremfällen findet man bis zu drei solcher Ringe ineinander liegen. Nach Auswertung einer großen Zahl von Bildern halte ich es für unwahrscheinlich, daß diese im Schnitt ringförmigen Lamellen geschlossene Kapseln im Inneren des Leukoplasten bilden.

Die Plastidenmembran stülpt sich häufig mit ihrer inneren Schicht ein und fusioniert mit der äußeren Schicht des Lamellenringes (Abb. 10, 14). Diese bildet also die unmittelbare Fortsetzung der Plastidenmembran. Mitunter, wenn Außenmembran und Innenmembran nicht parallel, sondern senkrecht zueinander laufen, sind beide osmiophile Schichten der Lamelle Fortsetzungen der inneren Schicht der Plastidenmembran (Abb. 12b). Diese Bilder erinnern sehr an die Befunde von

Abb. 12a. Gestielte Drüse, äußere Drüsenzelle. Leukoplasten mit Einstülpung der ganzen äußeren Membran (Pfeile). Methacrylat. Elt. opt. 15000 ×, Endvergr. 37000 ×

Abb. 12b. Gestielte Drüse, äußere (?) Drüsenzelle. Leukoplast, Fusion von innerer und äußerer Membran (Pfeile); Anschnitte tubulärer Elemente. Vestopal. Elt. opt. 15000 × Endvergr. 35000 ×

Abb. 13. Gestielte Drüse, Stielzelle. Chloroplast (*C*) mit Membranausstülpungen (Pfeile), Mitochondrien (*M*). Vestopal. Elt. opt. 7500 ×, Endvergr. 37000 ×

Abb. 14. Gestielte Drüse, „Endodermis"-Zelle. Leukoplast mit Prolamellarkörper und Lipoidtropfen. Vacuolen (*V*) mit stark osmiophilem Inhalt. Vestopal. Elt. opt. 15000 ×, Endvergr. 44000 ×

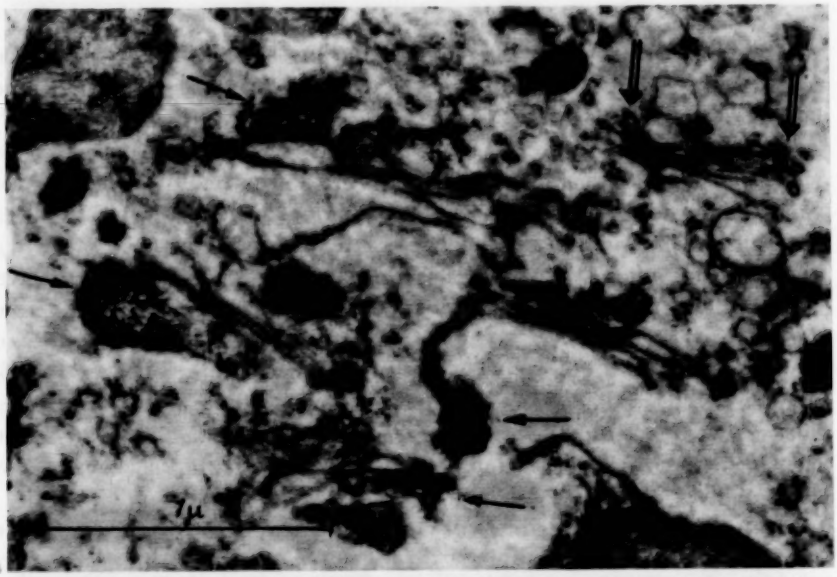

Abb. 15a

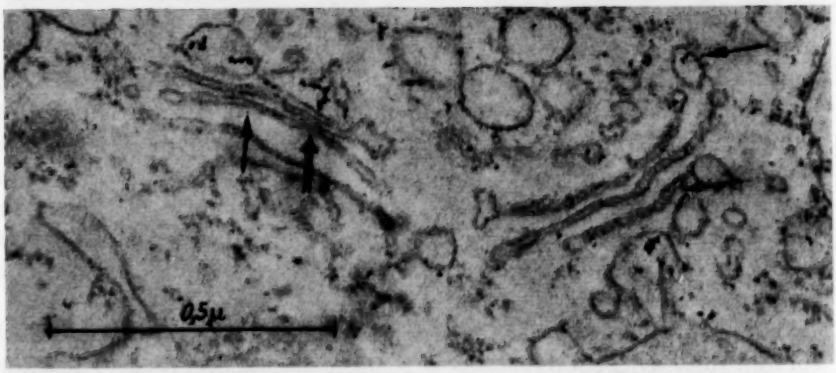

Abb. 15b

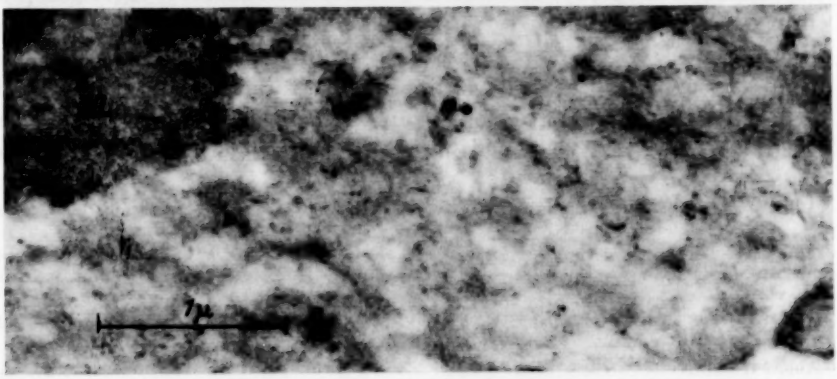

Abb. 16

Abb. 15 u. 16. (Unterschriften auf gegenüberliegender Seite)

MÜHLETHALER (1959) an Proplastiden von *Begonia*, von GENÈVES u. Mitarb. (1958) an Proplastiden des Wurzelmeristems von *Allium* und von LANCE (1958) an jungen Chloroplasten von *Chrysanthemum*.

Sehr selten wurden Plastiden gefunden, bei denen sich beide Schichten der Außenmembran nach innen einstülpen. Dadurch entsteht ein Porus in der Hülle. Abb. 12a zeigt solche Gebilde. Der Schnitt war relativ dick, so daß die untere Begrenzung der Löcher noch mit abgebildet wurde.

Eine weitere Besonderheit der Leukoplasten ist das Vorkommen tubulärer Elemente (Abb. 11a, b, 12b). Diese bestehen aus einer röhrenförmigen, osmiophilen Membran und einem weniger kontrastierten Inneren. Ihr Durchmesser beträgt etwa 180 Å, die Membran ist etwa 60 Å dick. Diese Tubuli laufen regellos durch die Plastiden, so daß sie teils quer, teils schräg, teils längs geschnitten werden. Es handelt sich also sicher nicht um Bläschen. Ihre Zahl schwankt bei den einzelnen Plastiden außerordentlich stark. Während sie bei manchen völlig zu fehlen scheinen, sind andere dicht mit ihnen angefüllt. Eine Beziehung zu den Außenmembranen und den Lamellen im Inneren der Plastiden konnte ich nicht feststellen.

Osmiophile Tropfen, vermutlich aus Lipoiden, die häufig in Plastiden gefunden werden, sind auch in den Leukoplasten von *Drosophyllum* nicht selten (Abb. 14).

Ein Prolamellarkörper (HODGE u. Mitarb. 1956) bzw. Plastidenzentrum (v. WETTSTEIN 1957) konnte nur selten beobachtet werden, und zwar nur bei 12 von etwa 300 Plastiden (Abb. 9, 14). Er besteht wie in Proplastiden aus Anhäufungen kleiner Bläschen (vgl. HEITZ 1954, LEYON 1954, MÜHLETHALER 1955). Diese sind in der Regel Ausgangspunkte von Lamellen. Eine kristalline Anordnung der Bläschen war nicht sicher festzustellen. Das Auftreten solcher Prolamellarkörper in den Drüsenzellen von *Drosophyllum* steht in Widerspruch zu den Auffassungen, daß diese *nur* bei Lichtmangel (etiolierte Pflanzen, Knospen, Blattbasen bei Monokotylen) entstehen (MÜHLETHALER 1959).

Die Feinstruktur der Chloroplasten der Übergangsregion zwischen Stiel und Köpfchen ist der anderer Phanerogamen ähnlich (Abb. 13). Die Grana sind zahlreich, bestehen jedoch nur aus relativ wenigen Lamellen (selten über 7). Genau senkrecht durchgehende Granasäulen

Abb. 15a. Gestielte Drüse, äußere (?) Drüsenzelle. Dictyosomen; Golgi-Bläschen links (→) groß, mit stark osmiophilem Inhalt, rechts oben (⇒) klein und elektronenoptisch leer. Metylat. Elt. opt. 7500 ×, Endvergr. 37000 ×

Abb. 15b. Gestielte Drüse, innere (?) Drüsenzelle. Zwei Dictyosomen; Golgi-Bläschen mit osmiophilen Flocken; Membran der Golgi-Bläschen und die einzelne Golgi-Lamelle (eines Lamellenpaares) erscheinen doppelt konturiert (→). Anastomose zwischen zwei Lamellenpaaren (⇒). Vestopal. Elt. opt. 15000 ×, Endvergr. 75000 ×

Abb. 16. Gestielte Drüse, äußere Drüsenzelle. Kern mit Nucleolus (*NL*). Methacrylat. Elt. opt. 7500 ×, Endvergr. 24000 ×

(„Geldrollenstruktur") wurden nicht gefunden, meist waren die Grana etwas verschoben.

Durch eine Struktureigentümlichkeit unterscheiden sich die Chloroplasten von *Drosophyllum* jedoch von denen anderer Pflanzen, denn ähnlich wie bei den Leukoplasten der Drüsenzellen stülpt sich die innere osmiophile Schicht der Plastidenmembran fingerförmig in das Plastideninnere, besonders an den Schmalseiten der Organellen (Abb. 13). Dieses geschieht mehrmals nebeneinander. Die Enden dieser Einstülpungen verbreitern sich teilweise oder biegen um, so daß eine Reihe von mehr oder weniger langgestreckten Bläschen entsteht. Möglicherweise bilden sich durch Verschmelzen dieser Bläschen neue Lamellen.

8. Golgi-Apparat

Das Vorkommen und die allgemeine Verbreitung von Komponenten des Golgi-Apparates auch bei Pflanzen ist durch eine Reihe von elektronenmikroskopischen Untersuchungen erwiesen (unter anderen HODGE u. Mitarb. 1956 HEITZ 1957c, 1958; PERNER 1957, 1958).

In den Drüsenzellen von *Drosophyllum* liegen Elemente des Golgi-Apparates vor allem in Form von Dictyosomen vor (Abb. 3, 9, 15a). Es handelt sich um Stapel mehr oder weniger paralleler, in sich geschlossener „Doppelmembranen". Sie liegen ohne Beziehung zu anderen Organellen unregelmäßig im Plasma zerstreut, anders als bei vielen tierischen Zellen, besonders Drüsenzellen, wo sie häufig eine charakteristische Lage haben. Jede dieser „Doppellamellen" besteht aus zwei osmiophilen Schichten (etwa 60 Å dick und in günstigen Fällen als Doppelkontur erscheinend, Abb. 15b), die zwischen sich eine elektronenoptisch hell erscheinende Zone einschließen. So entstehen scheibenförmige Gebilde, die in sich geschlossen sind, da die dunklen Schichten eines Lamellenpaares am Rande des Dictyosoms miteinander kommunizieren. Ein Dictyosom besteht in der Regel aus drei bis fünf solcher Lamellenpaare, die manchmal miteinander anastomosieren (Abb. 15b). Die Lamellen des Golgi-Apparates zeigen im Gegensatz zu denen des endoplasmatischen Reticulums nie einen Besatz mit Mikrosomen, es sind also γ-Cytomembranen im Sinne SJÖSTRANDS.

Der Bau der Dictyosomen bei Pflanzen ist nicht immer gleich. PERNER (1958) findet bei *Trianea bogotensis*, daß am Rande der Golgi-Membranen kleine „Golgi-Granula" liegen. Bei *Cucurbita pepo* sind dagegen die Golgi-Membranen an ihren Rändern blasenförmig aufgetrieben. Ähnliche Bläschen findet man abgelöst in der Nähe der Dictyosomen als „Golgi-Vacuolen" (besser wäre die Bezeichnung „Golgi-Bläschen", da sich diese Strukturen von den echten Vacuolen durch ihren Membranbau grundsätzlich unterscheiden, vgl. S. 653).

Abb. 17. Gestielte Drüse, äußere Drüsenzelle. Dictyosomen und Golgi-Bläschen in verschiedener Ausbildung. Nähere Erklärung s. S. 670. Methacrylat. Elt. opt. 15000 ×, Endvergr. 36000 ×

In den Drüsenzellen von *Drosophyllum* findet man überwiegend den zweiten Typ, der auch sonst weiter verbreitet ist als der erste. Bei

allen sonst mir zur Kenntnis gekommenen Abbildungen pflanzlicher Dictyosomen erscheinen die Golgi-Bläschen elektronenoptisch leer. Anders die der *Drosophyllum*-Drüsen. Wohl findet man auch hier Golgi-Bläschen ohne Inhalt (Abb. 3, 15a), häufiger jedoch solche mit einem osmiophilen Gerinnsel wechselnder Dichte, und zwar teilweise nur einzelne besonders stark geschwärzte Granula oder Flocken unterschiedlicher Form und Größe (Abb. 15b), teilweise aber auch flockig-netzige Niederschläge (Abb. 15a, 17). Es erscheint mir fraglich, ob diese Struktur real ist, wahrscheinlich ist sie artifiziell bedingt. Jedoch läßt sich an dem Vorkommen osmiophiler Substanzen in den Golgi-Bläschen nicht zweifeln.

Es handelt sich dabei auch nicht um Ausfällungen, wie sie bei der Osmium-imprägnierung zum lichtmikroskopischen Nachweis des Golgi-Apparates auftreten, da sich diese in gepufferten Lösungen nicht bilden und wesentlich längerer Osmium-einwirkung zu ihrer Entstehung bedürfen (LACY und CHALLICE 1956).

Die Golgi-Bläschen sind meist rundlich-oval und maximal bis etwa 0,5 μ lang. Sie haben häufig einen unregelmäßigen, welligen Umriß, ähnlich den „stern-förmigen" Lipoidtropfen, die STRUGGER (1957a) beschreibt. SITTE (1958) wies nach, daß diese Form bei den Lipoidtropfen artifiziell bedingt ist, sie tritt nur bei Osmium-Fixierung, nicht dagegen bei Formolfixierung auf.

Der Inhalt der Golgi-Bläschen kann sehr locker sein, er kann aber auch so dicht sein, daß er fast homogen dunkel erscheint. Dicht nebeneinander sind mitunter alle Übergänge zu beobachten (Abb. 15a, 17). Bei den größeren Golgi-Bläschen mit dichtem Inhalt ist die Membran häufig nur noch schwer zu erkennen. Oft sind die dazugehörigen Dictyosomen ebenfalls unregelmäßiger und die Golgi-Lamellen undeutlicher.

Das Vorkommen von Golgi-Bläschen mit mehr oder weniger dichtem Inhalt variiert etwas von Drüse zu Drüse. Bemerkenswert ist, daß besonders in Zellen, in denen Golgi-Bläschen mit dichtem Inhalt vorherrschen, auch ähnliche Gebilde anscheinend frei im Cytoplasma vorkommen (Abb. 17). Auffällig ist ferner, daß auch die vermutlich lipoidhaltigen Niederschläge in den echten Vacuolen mitunter eine ähnliche Struktur und einen ähnlichen Kontrast aufweisen.

Wieweit die vesiculäre Komponente des Cytoplasmas aus Elementen des Golgi-Apparates, besonders aus abgelösten Golgi-Bläschen besteht und wieweit aus Elementen des endoplasmatischen Reticulums, ist schwer zu entscheiden. Beide Membranen sind in der Regel ohne Mikrosomenbesatz. Eine klare Trennung ist wohl auch deshalb unmöglich, weil, wie allgemein angenommen wird, der Golgi-Apparat nur eine spezielle Ausbildung des endoplasmatischen Reticulums ist.

9. Zellkern

„Bis heute hat das Elektronenmikroskop keinen wesentlichen Fortschritt in der Kern- und Chromosomenforschung ergeben" (MÜHLETHALER

1959, dort auch eine Übersicht über die zum Teil stark differierenden Ansichten über den Bau pflanzlicher Zellkerne). Sichere Ergebnisse wurden bisher nur über die Struktur der Kernmembran, eines Elementes des endoplasmatischen Reticulums, gewonnen (s. S. 650).

In den Kernen der Drüsenzellen von *Drosophyllum* lassen sich unregelmäßige, unscharf begrenzte dichtere Zonen in einer weniger dichten Grundsubstanz ausmachen (Abb. 16). In den ersten, wohl den chromatischen Bezirken, sind feinflockige, netzig verbundene Strukturen zu erkennen, in den letzten ähnliche, doch gröbere Elemente. Schraubige oder fädige Gebilde, die von vielen Autoren beschrieben werden, konnte ich nie sicher identifizieren. Auch meine Aufnahmen liefern daher keine Ergebnisse über die Feinstruktur von Kern und Chromosomen.

Der Nucleolus ist kompakter als der Kern (Abb. 16). Er scheint aus globulären Elementen zusammengesetzt zu sein, die eine gewisse Ähnlichkeit mit den Mikrosomen haben (vgl. Porter 1954). Teilweise sind diese Granula zu Reihen geordnet. Wieweit es sich hier um echte Fäden handelt, läßt sich schwer sagen. Nach biochemischen Befunden enthält der Nucleolus viel RNS. Die Mikrosomen bestehen weitgehend aus RNS. Die Auffassung, daß die Granula im Nucleolus Mikrosomen sind, wird dadurch gestützt.

IV. Diskussion

Der Mannigfaltigkeit der Erscheinungsformen, in der lebende Organismen uns entgegentreten, steht ein Aufbau aus relativ wenigen, bei Pflanzen und Tieren im wesentlichen gleichen Elementen gegenüber. Diese besonders mit Hilfe des Elektronenmikroskopes gewonnene Erkenntnis konnte auch durch die Untersuchung der Drüsenzellen von *Drosophyllum lusitanicum* bestätigt werden. Die Zellen dieser stark spezialisierten Organe besitzen die gleichen Zellkomponenten, wie sie auch in den meisten anderen pflanzlichen und tierischen Zellen beobachtet werden.

Trotzdem wurde eine Reihe von Strukturbesonderheiten gefunden, die teilweise wohl mit der speziellen Funktion dieser Organe in Zusammenhang stehen. Ich halte es für wahrscheinlich, daß die Eigentümlichkeiten des Baues der Zellwände, der Golgi-Elemente und der Kernmembran (Poren) durch ihre Aufgaben als Teile einer pflanzlichen Drüse bedingt sind. Wieweit das auch für die Leukoplasten zutrifft, müssen weitere Untersuchungen zeigen.

Das Vorkommen von tubulären Strukturen, die bei anderen Plastiden bisher nicht gefunden wurden, deutet auf eine spezielle Funktion dieser Organellen. Über die Entstehung und Bedeutung dieser Tubuli lassen sich noch keine Angaben machen. Die häufige Verbindung äußerer und innerer Membranen steht in Einklang mit den Befunden von Mühlethaler (1959), Lance (1958), Genevès u. Mitarb. (1958) an Proplastiden

und jungen Chloroplasten. Zum Unterschied zu diesen Objekten handelt es sich aber hier um Plastiden aus ausdifferenzierten Geweben. Jedoch müssen auch in ausgewachsenen Plastiden zumindest Umbildungen der bestehenden Lamellen angenommen werden (ABEL 1956).

Die neuen Befunde über die Lamellenbildung, an verschiedenen Objekten gewonnen, lassen die ursprünglichen Hypothesen STRUGGERS (z. B. 1950, 1957b) von der Existenz und der Bedeutung eines „Primärgranums" noch unwahrscheinlicher werden, als sie es nach den Befunden von z. B. HEITZ (1954, 1957a), HODGE u. Mitarb. (1956) schon sind. Die geringe Zahl von Plastiden mit einer Struktur, die man als Prolamellarkörper ansehen könnte, zeigt, daß dieses Gebilde auch bei den Leukoplasten der *Drosophyllum*-Drüsen keine obligatorische Plastidenstruktur ist, obwohl ein exakter Beweis an lückenlosen Schnittserien nicht durchgeführt wurde. Nach diesen Ergebnissen kann man also nur die elektronenoptisch mehr oder weniger strukturlose Plastidenmatrix und die Plastidenmembran als Elemente mit Kontinuität ansehen.

Nach der Auffassung von HODGE u. Mitarb. (1956) erfolgt die Bildung von Lamellensystemen innerhalb der Plastiden durch de-novo-Bildung kleiner Bläschen, die sich ordnen, aneinanderlegen und verschmelzen. Die neuen Befunde zeigen dagegen einen anderen Weg (vgl. LANCE 1958, MÜHLETHALER 1959). Die innere osmiophile Schicht der Plastidenmembran wächst nach innen aus (*Drosophyllum*: Abb. 10, 12b, 13), bzw. die ganze Plastidenmembran stülpt sich ein (Abb. 12a). Möglicherweise zerfallen diese durch Einstülpung entstandenen Lamellen teilweise wieder zu Bläschen, aus denen sich direkt oder über einen Prolamellarkörper (besonders unter Lichtabschluß) die eigentlichen Lamellensysteme bilden, oder sie bleiben auch erhalten.

Es scheint mir sehr wahrscheinlich, daß die Bildung von Bläschen bzw. Lamellen aus der Plastidenmembran oft übersehen wurde. Ähnliche Bildungen sieht man z. B. auch bei den Proplastiden im Wurzelmeristem von *Vicia faba* (HEITZ 1957a, z. B. Abb. 5, 11, 12) und Mais (Abb. 4). Wieweit und ob überhaupt daneben noch eine Neubildung von Bläschen bzw. Membranen aus dem Plastidenstroma angenommen werden darf, läßt sich noch nicht übersehen.

Die Bildung der Lamellensysteme in Plastiden erfolgt also wenigstens teilweise durch flächiges Wachstum vorhandener Lamellen (der Plastidenmembran, der Bläschen). Ähnliche Erscheinungen sind weit verbreitet. Ein ausgesprochenes Flächenwachstum zeigen z. B. LEYON und v. WETTSTEIN (1954) an wachsenden und sich teilenden *Fucus*-Chromatophoren. Auch die komplizierten Lamellensysteme der Myelinscheide von Nerven entstehen durch flächiges Wachstum vorhandener Elemente (GEREN 1954). Die neu entstandenen Lamellensysteme haben dann unter Umständen eine ganz andere Funktion und einen anderen Bau als die Ausgangslamellen.

Ob die beobachtete Struktur von Plasmalemma *und* Tonoplast eine Besonderheit von *Drosophyllum* ist, kann noch nicht entschieden werden. Der gleichartige Aufbau der Plasmagrenzschichten aus einer „Doppellamelle" mit zwei unterschiedlich stark kontrastierten Außenzonen und einer elektronenoptisch hellen Innenzone (Gesamtdicke etwa 80 Å) ist nicht auf die Drüsenzellen beschränkt. Er steht also wohl nicht in unmittelbarem Zusammenhang mit der Drüsenfunktion. Im Gegensatz zu diesen Feststellungen finden BUVAT (1958) und LANCE (1958) einen solchen Bau nur beim Plasmalemma, der Tonoplast erscheint einschichtig.

Aus der Struktur der Plasmagrenzschichten kann dagegen für *Drosophyllum* geschlossen werden, daß Plasmalemma und Tonoplast weitgehend identische Gebilde sind, denn dieser Membranbau ist nur bei ihnen und sonst nirgendwo zu beobachten. Diese Folgerung ist auch dann noch berechtigt, wenn sich wider Erwarten zeigen sollte, daß die Struktur artefiziell ist, denn gleichen Artefakten liegen aller Wahrscheinlichkeit nach sehr ähnliche reale Strukturen zugrunde.

Anders gebaute „Doppelmembranen" treten bei vielen Organellen auf, und zwar nicht nur nach Osmium- oder Formolfixierung, sondern auch bei gefrier-getrockneten Objekten (SJÖSTRAND und BAKER 1958). SJÖSTRAND (1953) hält die äußeren dunklen Schichten für proteinisch, die innere helle für lipoidisch, SITTE (1958) umgekehrt die dunklen für lipoidisch und die helle für proteinisch (vgl. auch die Diskussion bei letztem). Da die Plasmagrenzschichten wesentlich andere Baumerkmale zeigen, wie die von SJÖSTRAND und SITTE untersuchten Lamellen, können wir auch ihre Schemata nicht hierfür anwenden.

Detaillierte Vorstellungen über den Bau von Plasmamembranen gewinnt STOECKENIUS (1959) nach elektronenmikroskopischen Untersuchungen an Modellsubstanzen. Er erzeugte Myelinfiguren aus reinen Phosphorlipoiden und aus Phosphorlipoid-Eiweiß-Gemischen. Phosphorlipoide und Eiweiße sind die wesentlichen Komponenten der Plasmagrenzschichten. Bei reinen Phosphorlipoiden erhielt STOECKENIUS Lagen von Myelinlamellen durchweg gleicher Stärke (Dicke der osmiophilen Schicht etwa 18 Å). Bei Phosphorlipoid-Eiweiß-Gemischen blieben die inneren Lamellen eines Myelinkomplexes unverändert, die Grenzlamellen wurden jedoch kräftiger kontrastierbar und dicker (etwas über 30 Å dick). Er kann hierdurch zeigen, daß auf die Lipoidkomponente der Membran im Falle einer Grenzlamelle Eiweißmoleküle aufgelagert werden, in inniger Verflechtung mit den Lipoidmolekülen.

Die Plasmagrenzschichten von *Drosophyllum* haben eine auffallende Ähnlichkeit mit dem „Rand" eines solchen Myelin-Lamellen-Komplexes. Hier wie dort befindet sich „außen" eine stark osmiophile, etwa 35 Å dicke Lamelle, dann ein heller Zwischenraum (im Falle von *Drosophyllum* etwa 25 Å dick, bei den Myelinlamellen 22 Å dick), anschließend eine 25 Å bzw.

18 Å dicke osmiophile Lamelle, worauf bei den Plasmagrenzschichten das eigentliche Cytoplasma, bei den Myelinfiguren weitere Lamellen folgen.

Nach dieser recht guten Übereinstimmung kann bei den Plasmagrenzschichten ein ähnlicher Aufbau angenommen werden, wie ihn STOECKENIUS von der molekularen Struktur seiner Myelinlamellen vermutet. Unter enger Anlehnung an das von ihm entwickelte Schema

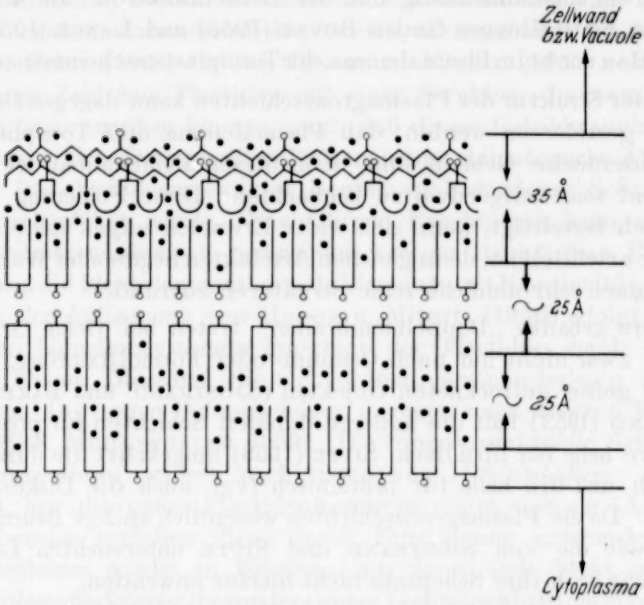

Abb. 18. Schema des molekularen Feinbaues der Plasmagrenzschichten (in Anlehnung an STOECKENIUS). ♀ = Phosphorlipoidmolekül; ♀ = Phosphorlipoidmolekül mit gebogenen Fettsäureketten; ● = Osmiumatom; ∿∿ = Proteinmolekül mit hydrophoben (⅄) und hydrophilen (♀) Seitenketten

Anmerkung bei der Korrektur: Von Dr. P. SITTE, Heidelberg, bin ich dankenswerter Weise darauf aufmerksam gemacht, daß STOECKENIUS seine Auffassung revidiert hat. Nach einer Anfrage war Dr. STOECKENIUS so freundlich, mir mitzuteilen, daß zu vermuten ist, daß das Osmium nicht zwischen den Fettsäureketten der Phosphorlipoide, sondern am hydrophilen Pol der Moleküle abgelagert wird. Diese Annahme hat zur Folge, daß das Modell dahingehend verändert werden muß, daß nur eine Phosphorlipoid-Doppellamelle vorhanden ist. STOECKENIUS wird seine neue Auffassung in der Kolloid-Zeitschrift veröffentlichen.

kann man sich bei den Plasmagrenzschichten einen Aufbau vorstellen, wie er in Abb. 18 schematisch gezeigt wird.

Die morphologische Ähnlichkeit zwischen Plasmalemma und Tonoplast steht nur scheinbar in Widerspruch zu manchen physiologischen Befunden (z. B. beschrieb HÖFLER 1951 eine unterschiedliche Resistenz von Plasmalemma und Tonoplast gegen Soda). Denn bei beiden Membranen hat die dem Plasma zugekehrte Schicht offensichtlich eine andere stoffliche Zusammensetzung als die dem Plasma abgekehrte. Bei fast allen physiologischen Versuchen wurde das Plasmalemma aber von außen

her, der Tonoplast jedoch von der Plasmaseite her angegriffen bzw. untersucht. Die Annahme, daß sich die Eiweißmoleküle jeweils auf der dem Plasma abgekehrten Seite des Membrankomplexes befinden, könnte eine Erklärung für die häufig beobachtete größere Resistenz des Tonoplasten sein. Bei diesem sind die empfindlichen Eiweiße bei Angriffen von außen durch 2 Lipoidlagen geschützt, während sie beim Plasmalemma frei liegen.

Außerdem ist es möglich, daß zwei im elektronenoptischen Bild gleich erscheinende Strukturen aus ähnlichen, jedoch nicht identischen Stoffen gebildet werden. Das würde objektbedingte Permeabilitätsunterschiede und andere physiologische Differenzen erklären.

Ob die bei *Drosophyllum* beobachteten Bau-Unterschiede zwischen den Plasmagrenzschichten einerseits und den Elementen des endoplasmatischen Reticulums und des Golgi-Apparates andererseits eine genetische Beziehung zwischen beiden unwahrscheinlich machen, läßt sich nach den Erfahrungen über die Lamellenbildung bei Plastiden (s. S. 666) schwer sagen. Nach Ansicht der meisten Autoren sind alle 3 Lamellensysteme eng verwandt (Zusammenfassung bei Robertson 1959). Buvat (1958) geht in einer schematischen Darstellung des Zellbaues (Abb. 11) sogar so weit, den feinen hellen Raum zwischen den beiden osmiophilen Lagen des Plasmalemmas mit einer Zisterne des endoplasmatischen Reticulums gleichzusetzen. Nach den Befunden bei *Drosophyllum* erscheint mir eine solche Homologisierung etwas gewagt. Es ist wohl eher möglich, die ganze Plasmagrenzschicht mit einer Membran des endoplasmatischen Reticulums zu vergleichen.

Wie weit aus Beobachtungen über ein dichtes Nebeneinander von Plasmagrenzschicht und endoplasmatischem Reticulum auf eine Herkunft geschlossen werden kann (z.B. Buvat 1957b, 1958), ist oft nicht leicht zu entscheiden. Auch wenn beide Strukturen durchaus verschiedene Zellkomponenten sind, könnten sie in eine lockere Verbindung treten. Andererseits erscheint wie bei den Plastiden eine Entwicklung verschiedenartiger Lamellen auseinander und ihre Umdifferenzierung durchaus möglich. Bei der Aufnahme von Fetttröpfchen durch die Zelloberfläche durch Pinocytose wandelt sich offenbar die Membran, die ursprünglich eine Einstülpung des Plasmalemmas ist, in ein Element des endoplasmatischen Reticulums um (Palay und Karlin 1959). Nach den Erfahrungen bei *Drosophyllum* ist es jedoch grundsätzlich möglich, „echte" Vacuolen von Elementen des endoplasmatischen Reticulums klar zu unterscheiden. Die Frage der Vacuolenenstehung (Einstülpung des Plasmalemmas, Entwicklung aus dem endoplasmatischen Reticulum, Neubildung; oder Kontinuität ?) kann also noch nicht beantwortet werden.

Die besondere Struktur der Dictyosomen, d.h. das häufige Auftreten stark osmiophiler Gerinnsel in den Golgi-Bläschen, steht offenbar in

Zusammenhang mit der Drüsentätigkeit der untersuchten Zellen. Man vermutet allgemein, daß der Golgi-Apparat eine wichtige Rolle bei der Bildung von Sekreten spielt. Dafür gibt es bei tierischen Objekten eine ganze Reihe von Hinweisen. In einem Sammelreferat berichten z. B. KIRKMAN und SEVERINGSHAUS (1938) über lichtmikroskopische Beobachtungen am Golgi-Apparat. Sie schlossen daraus, daß dieses Organell als Kondensationsapparat arbeitet. In ihm werden Stoffe, die an anderer Stelle im Cytoplasma entstehen, zu Tropfen oder Granula verdichtet. Auch ähnliche elektronenmikroskopische Beobachtungen gibt es. So zeigen FARQUHAR und WELLINGS (1957) in acidophilen Zellen des Hypophysenvorderlappens Sekretgranula, die augenscheinlich im Golgi-Komplex gebildet werden, da sie nur in diesem auftreten und von Golgi-Membranen umschlossen sind. DE HARVENS und FRIEND (1958) finden in Leberzellen ebenfalls in den Golgi-Bläschen dichte, osmiophile Tropfen. DALTON und FELIX (1956) vermuten, daß durch den Golgi-Komplex Wasser aus reifenden Sekreten entfernt wird. BARGMANN und KNOOP (1959) erscheint die Annahme berechtigt, daß der Golgi-Apparat an der Formung des Milcheiweißes in den Zellen der Milchdrüse mittelbar oder unmittelbar teilnimmt. HIRSCH (1958) entwickelt (unter anderem auf Grund der elektronenmikroskopischen Untersuchungen von SJÖSTRAND und HANZON 1954) ein Schema über die Bildung der Cymogengranula im Pankreas. Der Golgi-Apparat spielt dabei eine Rolle bei der Kondensation und vielleicht bei der Endsynthese von Enzymen.

Über die Funktion in pflanzlichen Zellen konnte man bisher nichts aussagen. PERNER (1958) vermutet auf Grund der bei Tieren gemachten Beobachtungen auch hier eine Beteiligung an der Bildung von Sekreten. Die Befunde bei den Drüsenzellen von *Drosophyllum* bestätigen diese Annahme. Die Golgi-Bläschen besitzen hier — im Gegensatz zu den bisher beschriebenen pflanzlichen Golgi-Bläschen — elektronenoptisch nachweisbaren Inhalt, nämlich ein verschieden stark osmiophiles, unterschiedlich dichtes Gerinnsel. Ob dieses hier gebildet oder nur kondensiert wird, bleibt unklar.

In den Zellen kommen häufig Dictyosomen mit sehr unterschiedlicher Ausbildung des Bläscheninhaltes nebeneinander vor (vgl. Abb. 17). Bei Betrachtung dieser Abbildung (und ähnlicher) mit sehr verschiedenen Formen von Golgi-Bläschen kann man in die Versuchung kommen, hierin verschiedene zeitlich aufeinanderfolgende Entwicklungsstufen zu sehen. Es ist sicher gefährlich, aus einem Nebeneinander auf ein Nacheinander zu schließen. Andererseits hätte solch eine Entwicklungsreihe eine gewisse Ähnlichkeit z. B. mit dem Schema von HIRSCH (1958).

Wenn man also annimmt, daß die mit 1—9 bezeichneten Golgi-Bläschen verschiedene Entwicklungsstufen darstellen, so hätte man mit

folgendem Vorgang zu rechnen: An Dictyosomen ohne Golgi-Bläschen bilden sich seitlich am Ende der Lamellenpaare Auftreibungen, die zu Golgi-Bläschen heranwachsen. In diesen bildet sich nach und nach, immer stärker und dichter werdend, ein osmiophiles Gerinnsel. Gleichzeitig werden die Bläschen größer, ihre Membran undeutlicher, oft auch die Golgi-Lamellen unklarer. Schließlich löst sich das mit Sekreten dicht gefüllte Bläschen von der Doppel-Lamelle ab und liegt frei oder von der einfachen Golgi-Membran umgeben im Cytoplasma, in der Struktur den „Lipoidtropfen" ähnlich.

Nach der Auffassung von Hodge u. Mitarb. (1956) entstehen die Golgi-Lamellen durch Zusammenfließen der Golgi-Bläschen. Nach den Befunden bei *Drosophyllum* ist das Umgekehrte wahrscheinlicher, denn die Golgi-Bläschen schnüren sich offenbar von den Golgi-Lamellen ab. Diese ergänzen sich dann wohl durch Flächenwachstum.

Wie der weitere Weg der Sekrettropfen ist und welcher Art das Sekret ist, kann noch nicht sicher gesagt werden. Es scheint so, daß die Tröpfchen teils in die Vacuolen wandern und dort gespeichert werden, teils aber auch direkt an das Plasmalemma, dieses durchbrechen und so an bzw. in die Zellwand gelangen. Der eigenartige Bau der Zellwände, ihre starke Oberflächenvergrößerung durch zahllose Leisten und durch zum Teil wiederum in sich gegliederte Vorsprünge spricht für eine Beteiligung an der Ausscheidung.

Wieweit der Kern an der Sekretbildung beteiligt ist, läßt sich nicht sagen. Die auffallenden Kernporen und das Vorkommen von „Kanalmaterial" (Watson 1959) auf beiden Seiten der Poren lassen auf einen intensiven Stoffaustausch zwischen Kern und Cytoplasma schließen.

Auch die Rolle des endoplasmatischen Reticulums ist noch unklar. Nach der Meinung vieler Autoren (z. B. Wohlfahrt-Bottermann und Möricke 1959) ist gerade eine Beteiligung dieser Struktur an der Sekretbildung zu erwarten (vgl. auch Hirsch 1958). Ein typisches endoplasmatisches Reticulum mit kommunizierenden Elementen fehlt offenbar den ungereizten Drüsenzellen, wenn man von den feinen Röhrchen absieht, die sich in die Plasmodesmen erstrecken und die eine direkte Verbindung zwischen den Reticula der einzelnen Zellen herstellen. Hiernach ist zu erwarten, daß dieses Zellelement eine Funktion beim Stofftransport hat. Durch die Plasmodesmen wird der pflanzliche Organismus also zum Syncytium.

Abschließend kann gesagt werden, daß schon die Beobachtungen an ungereizten Drüsen eine Reihe von Ergebnissen brachten, die zum Verständnis von Bau, Entwicklung und Funktion verschiedener Zellkomponenten beitragen. Untersuchungen an Drüsen in verschiedenen Aktivitätszuständen sind begonnen.

Mein Dank gilt Herrn Dr. VOGELL und seinen Mitarbeiterinnen, in dessen Laboratorium ich die elektronenmikroskopische Auswertung des Materials durchführen konnte, Herrn Dr. REIMANN für seine Hilfe beim Graphitieren der Methacrylatschnitte und Frl. M. v. ARNIM für ihre Mithilfe bei einem Teil der Versuche. Die Deutsche Forschungsgemeinschaft unterstützte die Arbeiten durch eine Sachbeihilfe, ich danke auch ihr.

Zusammenfassung

Elektronenmikroskopische Untersuchungen an Drüsenzellen von gestielten und ungestielten Drüsen bei *Drosophyllum lusitanicum* (Fixierung mit gepuffertem OsO_2-$K_2Cr_2O_7$-Gemisch, Einbettung in Methacrylat bzw. Vestopal W) zeigten einen im wesentlichen gleichen Aufbau bei den verschiedenen Drüsen und Drüsenzellen. Die wichtigsten Ergebnisse sind:

1. In der Cuticula konnten trotz ihrer großen Durchlässigkeit keine Poren nachgewiesen werden. Sie ist aus Schichten unterschiedlich osmiophiler Komponenten aufgebaut.

2. Durch zahlreiche, zum Teil sublichtmikroskopische Protuberanzen ist die Oberfläche der Zellwände stark vergrößert.

3. Tonoplast und Plasmalemma sind weitgehend identisch. Sie bestehen wahrscheinlich aus 2 Schichten von Phosphorlipoiden, deren äußere außen eine Auf- und Einlagerung von Eiweißmolekülen besitzt. Im elektronenoptischen Bild entsteht so der Eindruck einer Doppelmembran besonderer Struktur.

4. Die engen Beziehungen zwischen der Plastidenmembran und den Lamellen im Inneren der Plastiden lassen vermuten, daß diese aus der Plastidenmembran entstehen. Neben den bisher bekannten Strukturen enthalten die Leukoplasten tubuläre Elemente.

5. Der Golgi-Apparat ist wahrscheinlich mittelbar oder unmittelbar an der Bildung von Sekreten beteiligt.

6. Die Kernmembran besitzt relativ große Poren, durch die ein intensiver Stoffaustausch zwischen Kern und Cytoplasma ermöglicht wird.

Auf Grund dieser Beobachtungen werden Vorstellungen über die Morphogenese von Lamellensystemen und über die Morphologie der Sekretion entwickelt.

Literatur

ABEL, B.: Über die Beeinflussung der Chloroplastenstruktur durch Licht bei *Antirrhinum majus* (Haploid). Naturwiss. **43**, 136—137 (1956). — BACHMANN, L., u. P. SITTE: Dickenbestimmung nach TOLANSKY an Ultradünnschnitten. Mikroskopie **13**, 289—304 (1958). — BARGMANN, W., u. A. KNOOP: Über die Morphologie der Milchsekretion. Licht- und elektronenmikroskopische Studien an der Milchdrüse der Ratte. Z. Zellforsch. **49**, 344—388 (1959). — BAUER, L.: Elektronenmikroskopische Beobachtungen an der Cuticula des Laubmooses *Physcomitrium acuminatum*. Z. Naturforsch. **11b**, 673—675 (1956). — BUVAT, R.: L'infrastructure des plasmodesmes et la continuité des cytoplasmes. C. R. Acad. Sci. (Paris) **245**, 198—201 (1957a). — Relations entre l'ergastoplasme et l'appareil vacuolaire. C. R. Acad. Sci. (Paris) **245**, 350—352 (1957b). — Recherches sur les infrastruc-

tures du cytoplasme, dans les cellules du méristème apical, des ébauches foliaires et des feuilles développées d'*Elodea canadensis*. Ann. Sci. natur. Bot., XI. sér. **19**, 121—161 (1958). — DALTON, A. J., and M. D. FELIX: A comparative study of the Golgi complex. J. biophys. biochem. Cytol. **2**, Suppl., 79—84 (1956). — DARWIN, C.: Insectivorous plants, 2. Edit. London 1875. — FARQUHAR, M. G., and S. R. WELLINGS: Electron microscopic evidence suggesting secretory granules formation within the Golgi apparatus. J. biophys. biochem. Cytol. **3**, 319—322 (1957). — FENNER, C. A.: Beiträge zur Kenntnis der Anatomie, Entwicklungsgeschichte und Biologie der Laubblätter und Drüsen einiger Insektivoren. Flora (Jena) **93**, 335—434 (1904). — FRANÇA, C.: Recherches sur le „*Drosophyllum lusitanicum*" et remarques sur les plantes carnivores. Arch. port. Sci. biol. **1**, 1—30 (1925). — FREEMAN, J. A.: The ultrastructure of the double membrane systems of mitochondria. J. biophys. biochem. Cytol. **2**, Suppl., 353—354 (1956). — FREY-WYSSLING, A.: Submicroscopic Morphology of Protoplasm, 2. Edit. Amsterdam 1953. — GENEVÈS, L., A. LANCE et R. BUVAT: Sur la présence, dans le cytoplasme végétal, et sur la nature ergastoplasmique de constituants figurés analogues aux «lyosomes» ou aux «dens bodies» des cellules animales. C. R. Acad. Sci. (Paris) **247**, 2028—2030 (1958). — GEREN, B. B.: The formation from the Schwann cell surface of myelin in the peripheral nerves of chick embryos. Exp. Cell. Res. **7**, 558 to 562 (1954). — GOEBEL, K.: Pflanzenbiologische Schilderungen II. Marburg 1891—1893. — HABERLANDT, G.: Sinnesorgane im Pflanzenreich. Leipzig 1901. — HARVENS, E. DE, and C. FRIEND: Electron microscope study of a cell-free induced leukemia of the mouse: a preliminary report. J. biophys. biochem. Cytol. **4**, 151—156 (1958). — HEITZ, E.: Kristallgitterstruktur des Granums junger Chloroplasten von *Chlorophytum*. Exp. Cell. Res. **7**, 606—608 (1954). — Die Struktur der Chondriosomen und Plastiden im Wurzelmeristem von *Zea Mays* und *Vicia faba*. Z. Naturforsch. **12b**, 283—286 (1957a). — Die strukturellen Beziehungen zwischen pflanzlichen und tierischen Chondriosomen. Z. Naturforsch. **12b**, 576 bis 578 (1957b). — Über Plasmastrukturen bei *Antirrhinum majus* und *Zea Mays*. Z. Naturforsch. **12b**, 579—580 (1957c). — Weitere Belege für das gesetzmäßige Vorkommen plasmatischer Lamellensysteme und ihre identische Struktur mit dem Golgi-Apparat bei Tieren. Z. Naturforsch. **13b**, 663—665 (1958). — HILKENBÄUMER, F.: Elektronenmikroskopische Untersuchungen über den Aufbau kräftig entwickelter Cuticulae von Apfelfrüchten. Z. Naturforsch. **13b**, 666—668 (1958). — HIRSCH, G. C.: Der Arbeitszyklus im Pankreas und die Entstehung der Eiweiße. Naturwiss. **45**, 349—358 (1958). — HODGE, A. J., J. D. MCLEAN and F. V. MERCER: A possible mechanism for the morphogenesis of lamellar systems in plants. J. biophys. biochem. Cytol. **2**, 297—608 (1956). — HÖFLER, K.: Plasmolyse mit Natriumkarbonat. Protoplasma **40**, 426—460 (1951). — KAUFMANN, B. P., and D. N. DE: Fine structure of chromosomes. J. biophys. biochem. Cytol. **2** Suppl., 419—424 (1956). — KIRKMAN, H., and A. E. SEVERINGHAUS: A review of the Golgi apparatus. II. Anat. Rec. **70**, 557—573 (1938). — KRAMER, P. J.: Physical and physiological aspects of water absorption. In: W. RUHLAND, Handbuch der Pflanzenphysiologie, Bd. III, S. 124—159. 1956. — LACY, D., and C. E. CHALLICE: Studies on the Golgi apparatus by electron microscopy with particular reference to AOYAMA's technique. J. biophys. biochem. Cytol. **2**, 395—402 (1956). — LAMBERTZ, P.: Untersuchungen über das Vorkommen von Plasmodesmen in den Epidermisaußenwänden. Planta (Berl.) **44**, 147—190 (1954). — LANCE, A.: Sur l'infrastructure des cellules apicales de *Chrysanthemum segetum* L. (Composées). C. R. Acad. Sci. (Paris) **245**, 352—355 (1957). — Infrastructure des cellules du méristème apical et des jeunes ébauches foliaires de *Chrysanthemum segetum* L. (Composées). Ann. Sci. natur. Bot., XI. sér. **19**, 165—202 (1958). — LEYON, H.: The origin of the chloroplast laminae. Exp. Cell Res. **7**, 609—611 (1954). — LEYON, H., u. D. v. WETTSTEIN: Der Chromatophoren-Feinbau bei den Phaeophyceen.

Z. Naturforsch. **9b**, 471—475 (1954). — LLOYD, F.E.: The carnivorous plants. Waltham, Mass. USA 1942. — MEYER, A., u. A. DEWÈVRE: Über *Drosophyllum lusitanicum*. Bot. Cbl. **60**, 33—41 (1894). — MÜHLETHALER, K.: Untersuchungen über die Struktur und Entwicklung der Proplastiden. Protoplasma **45**, 264—279 (1955). — Submikroskopische Morphologie. In: E. BÜNNING und E. GÄUMANN, Fortschritte der Botanik, Bd. 21 S. 46—58. Berlin-Göttingen-Heidelberg: Springer 1959. — PALADE, G.E.: Studies on the endoplasmic reticulum II. Simple disposition in cells in situ. J. biophys. biochem. Cytol. **1**, 567—582 (1955). — The endoplasmic reticulum. J. biophys. biochem. Cytol. **2** Suppl., 85—98 (1956). — PALADE, G.E., and P. SIEKEVITZ: Liver microsomes. An integrated morphological and biochemical study. J. biophys. biochem. Cytol. **2**, 171—200 (1956). — PALAY, S.L., and L.J. KARLIN: An electron microscopic study of the intestinal villus II. The pathway of fat absorption. J. biophys. biochem. Cytol. **5**, 373—384 (1959). — PERNER, E.S.: Zum elektronenmikroskopischen Nachweis des „Golgi-Apparates" in Zellen höherer Pflanzen. Naturwiss. **44**, 336 (1957). — Elektronenmikroskopische Untersuchungen zur Cytomorphologie des sogenannten „Golgi-Systems" in Wurzelzellen verschiedener Angiospermen. Protoplasma **49**, 407—446 (1958). — PORTER, R.K.: Electron microscopy of basophilic components of Cytoplasm. J. Histochem. Cytochem. **2**, 345—375 (1954). — QUINTANILHA, A.: O problema das plantas carnivoras. Bol. Soc. Brot. **4**, 44—129 (1926). — ROBERTSON, J.D.: The ultrastructure of cell membranes and their derivates. In: The structure and function of subcellular components. Biochem. Soc. Symposium No 16, 1957, p. 2—43. Cambridge 1959. — SCHNEPF, E.: Untersuchungen über Darstellung und Bau der Ektodesmen und ihre Beeinflußbarkeit durch stoffliche Faktoren. Planta (Berl.) **52**, 644—708 (1959). — SITTE, P.: Die Ultrastruktur von Wurzelmeristemzellen der Erbse *(Pisum sativum)*. Protoplasma **49**, 447—522 (1958). — SJÖSTRAND, F.S.: Electron microscopy of mitochondria and cytoplasmic double membranes. Nature (Lond.) **171**, 30—31 (1953). — SJÖSTRAND, F.S., and R.F. BAKER: Fixation by freezing-drying for electron microscopy of tissue cells. J. Ultrastruct. Res. **1**, 239—246 (1958). — SJÖSTRAND, F.S., and V. HANZON: Ultrastructure of Golgi apparatus of exocrine cells of mouse pancreas. Exp. Cell Res. **7**, 415—429 (1954). — STADELMANN, E.: Plasmolyse und Deplasmolyse. In: W. RUHLAND, Handbuch der Pflanzenphysiologie, Bd. II, S. 71—115. Berlin-Göttingen-Heidelberg: Springer 1956. — STOECKENIUS, W.: An electron microscope study of myelin figures. J. biophys. biochem. Cytol. **5**, 491—500 (1959). — STRUGGER, S.: Über den Bau der Proplastiden und Chloroplasten. Naturwiss. **37**, 166—167 (1950). — Schraubig gewundene Fäden als sublichtmikroskopische Strukturelemente des Cytoplasmas. Ber. dtsch. bot. Ges. **70**, 91—108 (1957a). — Elektronenmikroskopische Beobachtung an den Proplastiden des Vegetationskegels von *Elodea densa*. Protoplasma **48**, 360—364 (1957b). — WATSON, M.L.: The nuclear envelope, its structure and relation to cytoplasmic membranes. J. biophys. biochem. Cytol. **1**, 257—270 (1955). — Further observations on the nuclear envelope of the animal cell. J. biophys. biochem. Cytol. **6**, 147—156 (1959). — WETTSTEIN, D. v.: Chlorophyll-Letale und der submikroskopische Formwechsel der Plastiden. Exp. Cell Res. **12**, 427—506 (1957). — WOHLFAHRT-BOTTERMANN, K.E.: Die Kontrastierung tierischer Zellen und Gewebe im Rahmen ihrer elektronenmikroskopischen Untersuchung an ultradünnen Schnitten. Naturwiss. **44**, 287—288 (1957). — WOHLFAHRT-BOTTERMANN, K.E., u. V. MÖRICKE: Gesetzmäßiges Vorkommen cytoplasmatischer Lamellensysteme in Abhängigkeit vom Funktionsrhythmus einer Zelle. Z. Naturforsch. **14b**, 446—450 (1959).

Dr. EBERHARD SCHNEPF, Botanisches Institut der Universität, Marburg a. d. Lahn, Pilgrimstein 4

Autorenverzeichnis des 54. Bandes

Bauer, L., und H. Mohr, Der Nachweis des reversiblen Hellrot-Dunkelrot-Reaktionssystems bei Laubmoosen. S. 68

Bell, P. R. s. Jayasekera, R. D. E. S. 1

Bode, H. R., Über den Einfluß der Geoinduktion auf die Kationenverteilung im Hypokotyl von *Helianthus annuus*. S. 15

Bodo, G. s. Selik, M. S. 404

Bopp, M., Hemmung der Induktionsvorgänge bei Wurzelhalsgallen durch 2-Thiouracil und 5-Bromuracil. S. 221

Demeter, O., und O. Renner, Über Modifikationen bei Cyanophyceen. II. Über die Wirkung von Giften. S. 195

Eschenbecher, F., Zur Kenntnis der Samenhaare von *Epilobium hirsutum*. S. 314

Füchtbauer, W. s. Simonis, W. S. 95

Gessner, F., Die Blütenöffnung der *Victoria regia* in ihrer Beziehung zum Licht. S. 453

Gulich, L., Veränderungen in der Nucleinsäure-Fraktion grüner Blätter im Zusammenhang mit photoperiodischer Induktion. S. 374

Haccius, B., Experimentell induzierte Einkeimblättrigkeit bei *Eranthis hiemalis*. II. Monokotylie durch Phenylborsäure. S. 482

— und G. Trompeter, Experimentell induzierte Einkeimblättrigkeit bei *Eranthis hiemalis*. I. Synkotylie durch 2,4-Dichlorphenoxyessigsäure. S. 466

Heber. U,, Ursachen der Frostresistenz bei Winterweizen. III. Mitteilung. Die Bedeutung von Proteinen für die Frostresistenz. S. 34

Hess, D., Die selektive Blockierung eines an der Blühinduktion beteiligten Ribosenucleinsäure-Eiweißsystems durch 2-Thiouracil. (Untersuchungen an *Streptocarpus wendlandii*.) S. 74

Jayasekera, R. D. E., and P. R. Bell, The effect of various experimental treatments on the development of the embryo of the fern *Thelypteris palustris*. S. 1

Kollmann, R., Untersuchungen über das Protoplasma der Siebröhren von *Passiflora coerulea*. I. Mitteilung. Lichtoptische Untersuchungen. S. 611

Lang, A., Gibberellin-like substances in photoinduced and vegetative *Hyoscyamus* plants. S. 498

Lieth, H., Über den Lichtkompensationspunkt der Landpflanzen. I. Mitteilung. S. 530

— Über den Lichtkompensationspunkt der Landpflanzen. II. Mitteilung. S. 555

Lorenzen, H., und H.-G. Ruppel, Versuche zur Gliederung des Entwicklungsverlaufs der *Chlorella*-Zelle. S. 394

Lüdtke, M., Über das Eiweiß der Bastfasern. S. 162

Mehner, H. †, bearbeitet von Franke, W., Über die Wirkung einer Begasung mit verschiedenen Gasgemischen während der Keimung auf die Vitamin-C-Bildung in Getreide-Keimlingen. S. 604

Milovidov, P., Orientierende Versuche über den Einfluß von Mutterkornpilz-Alkaloiden auf die pflanzliche Zelle. S. 172

Mitrakos, K., Kurzperiodische Schwankungen im Chlorophyllgehalt von Kotyledonen verschiedener Entwicklungsstadien. S. 365

Mohr, H. s. Bauer, L. S. 68

Napp-Zinn, K., Vernalisation, Licht und Alter bei *Arabidopsis thaliana* (L.) Heynh. I. Mitteilung. Licht und Dunkelheit während Kälte- und Wärmebehandlung. S. 409

— Vernalisation, Licht und Alter bei *Arabidopsis thalinana* (L.) Heyn'h II. Mitteilung. Die Rolle der vor und nach der Kältebehandlung herrschenden Lichtintensität. S. 445

Oltmanns, O., Über den Einfluß der Temperatur auf die endogene Tagesrhythmik und die Blühinduktion bei der Kurztagpflanze *Kalanchoë blossfeldiana*. S. 233

Pütterich, E., Keimversuche mit Samen von diploiden und tetraploiden Oenotheren, zum Teil mit verschiedener plasmatischer Konstitution. S. 577

Renner, O. s. Demeter, O. S. 195

Reznik, H., Beiträge zur Physiologie der Verholzung. S. 333

Rudolph, H., Weitere Untersuchungen zur Wärmeaktivierung der Sporangiosporen von *Phycomyces blakesleeanus*. S. 505

Ruppel, H.-G. s. Lorenzen, H. S. 394

Schnepf, E., Zur Feinstruktur der Drüsen von *Drosophyllum lusitanicum*. S. 641

Schwarze, P., Untersuchungen über die gesteigerte Flavonoidproduktion in Phaseolus-Artbastarden (*Phaseolus vulgaris* × *Phaseolus coccineus*). S. 152

Schwemmle, J., Keimversuche auf genetischer Grundlage. I. Die Lichtabhängigkeit. S. 294

Selik, M., und G. Bodo, Untersuchungen über den Eiweißabbau in den Samen der auf dem Baum bleibenden Zapfen von *Pinus halepensis* Mill. S. 404

Simonis, W., und W. Füchtbauer, Beobachtungen zur Photosynthese-Phosphorylierung isolierter Chloroplasten. S. 95

Thielke, Ch., Die Panaschüre von *Acorus* S. 210

Tranquillini, W., Die Stoffproduktion der Zirbe (*Pinus cembra* L.) an der Waldgrenze während eines Jahres. I. Standortsklima und CO_2-Assimilation. S. 107

— Die Stoffproduktion der Zirbe (*Pinus cembra* L.) an der Waldgrenze während eines Jahres. II. Zuwachs und CO_2-Bilanz. S. 130

Trompeter, G. s. Haccius, B. S. 466

Winter, E., Über Vorkommen und Entstehungsbedingungen des Farbstoffes Intybin. S. 326

Wirth, K., Experimentelle Beeinflussung der Organbildung an in vitro kultivierten Blattstücken von *Begonia rex*. S. 265